

13,921

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA ANIMAL I
(ZOOLOGIA DE VERTEBRADOS)**



**ADAPTACIONES ECOLOGICAS A LA VIDA
FOSORIAL DE LA CULEBRILLA CIEGA
(BLANUS CINEREUS)**

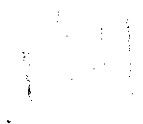
MARIA DEL PILAR LOPEZ MARTINEZ

Octubre 1993

Memoria que presenta **MARIA DEL PILAR LOPEZ MARTINEZ** para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por **ALFREDO SALVADOR MILLA**, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid e Investigador Científico del Consejo Superior de Investigaciones Científicas con destino en la Unidad de Ecología Evolutiva del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid.

Firmado

VO BQ:



El autor

El Director

Madrid, Octubre de 1993

Para mis padres

I know it's only an "underground worm"
but I like it, yes I do....

The Rolling Stones & P. López

El lenguaje de los seres humanos, sin descodificar, es
trabajoso y pueril. Para ellos, una oración elemental como ésta
109328745108y34-19"poe8vhqa9enf087qjnrfn-09aqsdnfn9q8
w3r4v21dfkf=q3wyoiqwe=q3ulo9=81926rnlnfp24851ir09348413k
8449f385j9t830t82=34utt2egu-34851mfkfg 7by79

(déme nueve kilos de nabos)

resulta ininteligible. Hablan, en consecuencia, largamente y a
gritos, con acompañamiento de ademanes y muecas horribles.
Aun así, su capacidad de expresión resulta limitadísima, salvo en
el terreno de la blasfemia y la palabra soez, y en sus alocuciones
abundan las anfibologías, los anacolutos y las polisemias.

Eduardo Mendoza, *Sin noticias de Gurb*

AGRADECIMIENTOS

A Alfredo Salvador, director de esta tesis por su ayuda prestada con sus comentarios, en las salidas al campo y elaboración de los datos, y por haberme enseñado a investigar. Sin él no hubieran sido posibles muchas publicaciones.

A mis padres por darme la oportunidad de haber podido hacer siempre lo que quise. Ellos me educaron para ser como soy, y sobre todo para que no me dejara descansar en los conductores del rebaño.

A Jose, por todo y más, por el desarrollo del olfato y la trigonometría, por los viajes, y los pájaros y porque no me gustan nada, nada los taxis por el desierto.

Al todas las personas del Departamento de Ecología Evolutiva por ser amables, compañeros y ayudarme cientos de veces en todo lo necesario y lo imposible.

R. A. Avery, W. E. Cooper, Luisma Carrascal, José Martín, Ross Johnston y los revisores de varias revistas han aportado sus comentarios críticos en varios apartados de esta tesis, mejorando siempre su contenido. Además Luisma y Jose, "locos" de la informática y la estadística me ayudaron en el análisis de los datos. En los comienzos, cuando mi inglés era bastante peor que el de ahora, me ayudaron en algunas traducciones Lali Moreno, y posteriormente Ross Johnston, que se ha debido leer todos mis trabajos, el pobre y que es el mejor guiri del mundo.

Alfredo, Jose, y Alberto Martín han colaborado en la toma de datos en el campo y especialmente a la hora de emular a Iñaqui Perurena levantando piedras. Bernardino Torres (Nino) nos enseñó cómo se debe cavar un agujero sin que te salgan ampollas en las manos.

Un agradecimiento especial a todos mis compañeros que han sido becarios del departamento (Andrés, Juanjo, Ingrid, Jose Miguel, Jose, Jose Luis, Luismi...). Ellos están pasando lo mismo que yo y saben de qué va la cosa. ¡Animo, chicos!.

Desde Enero de 1990 y hasta Enero de 1993 disfrute de una beca concedida por el Museo Nacional de Ciencias Naturales-Comunidad de Madrid, que me ha permitido cierta soltura económica durante la realización de esta tesis. También, parte de los gastos de campo corrieron a cargo del proyecto DGICT PB-0009.

Todo los experimentos llevados a cabo en cautividad se realizaron en la Estación Biológica de El Ventorrillo, donde sus jefes (Alfredo, Luisma y Lali) me han dejado utilizar sus instalaciones, tanto a nivel científico como personal. Nino ha sido la mejor persona que me he encontrado por esos montes, y siempre ha estado dispuesto a echar una mano cuando ha hecho falta. Además de pagarse mil cervezas y de hacer unas tortillas como nadie. Las noches de invierno fueron mejor gracias a él y a Jose. Estando allí, he convivido de cerca con muchas personas que quiero recordar: Jesús Benzal, Jaime Bosch, Luisma Carrascal, Ross Johnston, José

Martín, Juan Moreno, Lali Moreno, Ingrid Mozetich, Nino, Jose Luís Rubio, Juanjo Sanz, Pablo Veiga, Ana Pintado, Leopoldo G. Sancho, Frank, Amparo, Fernando, Carmen, Josabel y en especial a todos los integrantes (profesores incluidos) del primer curso del Ventorrillo (editores, fotógrafos, secretarías y demás equipo del Journal of Ransiobehavioural Ecology). También otras personas han pasado por allí y nos han acompañado en ocasiones. Todos ellos además de trabajar han sabido divertirse y convivir en una deliciosa armonía, casi familiar. No quiero olvidarme de todos los chuchos que he conocido durante tres años (muchos) y que he tenido que cuidar y bajar al veterinario.

Otras personas del Museo también deben estar aquí. Julio Gisbert y Rosa García son además, amigos. Rafa Marquez y Jaime Bosch han pensado un bonito proyecto futuro; Anabel, Jose Ambrosio y Carmen fueron colegas del curso de doctorado más divertido que hice, y los bedeles y demás gente de la administración siempre han sido muy competentes y tolerantes conmigo.

Los dueños de los bares de Cercedilla (el Español, Mansión del Loco, Jamonería y Rancho), Navacerrada (Richard, Gargantón y Teckel), y Madrid (el Puerto, Cabreira, Nueva Visión, Averno, la Frontera e Isadora) nos han sabido alegrar las noches después de agotadoras jornadas de campo. Gracias a ellos no hemos perdido nuestro equilibrio osmótico y sí hemos ganado algunos kilos de barriga.

Además de todo, las tesis son en gran parte miles de días de burocracia y papeleos. Sin la enorme ayuda de Beni "peces" y el Telle en estos fatigosos trámites no creo que hubiera sido capa de conseguir descifrar "el misterio del papel amarillo".

No quiero olvidarme de otras personas que también han contribuido de alguna manera para que esto acabara. Mis amigos (Jose, Montse, Javi, Alberto, Marisol, Andrés y los de Alcalá) han aguantado mis histerias; Anita, Vicky, Maryluna, Chermain, Lucas, Pablo, Beatriz y Marina siempre han estado cerca; Frodo duró poco tiempo pero era precioso y blandito (gracias Montse); y también a los compañeros de facultad y amigos.

No quiero recordar a ciertas personas. Sólo recomendarles que se lean esto. Y ya está. Después del 92 en España algunas personas hemos seguido trabajando.

Como se puede leer, esta tesis ha sido posible gracias a una labor de equipo, y a la ayuda y colaboración de todas estas personas y más que seguro he olvidado. A todos, Gracias.

INDICE

AGRADECIMIENTOS

INTRODUCCION.....	1
ESTADO ACTUAL DEL TEMA.....	2
OBJETIVOS E HIPOTESIS.....	6
ESPECIE DE ESTUDIO.....	8

Capítulo 1. SELECCION DE MICROHABITAT

INTRODUCCION.....	11
MATERIAL Y METODOS.....	12
Area de estudio.....	12
Métodos de muestreo.....	13
Análisis de los datos.....	16
RESULTADOS.....	17
DISCUSION.....	24

Capítulo 2. BIOLOGIA TERMICA

INTRODUCCION.....	28
MATERIAL Y METODOS.....	31
Area de estudio.....	31
Temperaturas corporales en el campo.....	32
Selección térmica y actividad en gradiente.....	33
Temperaturas operativas ambientales.....	35
Selección de rocas.....	35

Disponibilidad de invertebrados.....	37
Análisis de los datos.....	38
RESULTADOS.....	39
Temperaturas corporales en el campo.....	39
Variación horaria y estacional.....	41
Temperaturas seleccionadas y actividad.....	47
Temperaturas operativas ambientales.....	49
Selección de rocas.....	55
Disponibilidad de invertebrados.....	59
DISCUSION.....	59
Temperaturas corporales en el campo.....	59
Temperaturas seleccionadas y actividad.....	63
Selección de rocas.....	66
Riesgo de predación.....	68
Búsqueda del alimento.....	69

Capítulo 3. ECOLOGIA TROFICA

I. SELECCION DE ALIMENTO.....	72
INTRODUCCION.....	72
MATERIAL Y METODOS.....	73
Area de estudio.....	73
Dieta de los anfisbenios.....	74
Disponibilidad de invertebrados.....	75
Análisis de los datos.....	76
RESULTADOS.....	77
Disponibilidad de invertebrados.....	77

Dieta de los anfisbenios.....	78
DISCUSION.....	88
II. DETECCION DE PRESAS.....	92
INTRODUCCION.....	92
MATERIAL Y METODOS.....	94
Mantenimiento de los individuos.....	94
Diseño experimental.....	95
Análisis de los datos.....	97
RESULTADOS.....	98
Experimento 1: Larvas de coleóptero.....	98
Experimento 2: Hormigas.....	101
DISCUSION.....	102
III. DETECCION DE PRESAS ANTES DEL ATAQUE.....	105
INTRODUCCION.....	105
MATERIAL Y METODOS.....	106
Mantenimiento de los individuos.....	106
Diseño experimental.....	107
Análisis de los datos.....	108
RESULTADOS.....	109
DISCUSION.....	113
IV. MANEJO DE PRESAS.....	115
INTRODUCCION.....	115
MATERIAL Y METODOS.....	116
Mantenimiento de los individuos.....	116

Diseño experimental.....	117
Análisis de los datos.....	119
RESULTADOS.....	120
Métodos de manejo de presas.....	120
Posiciones de captura.....	124
Dirección de ingestión.....	127
Número de mordiscos.....	127
Tiempo de manejo.....	129
DISCUSION.....	131

Capítulo 4. RECONOCIMIENTO INTRAESPECIFICO

INTRODUCCION.....	135
MATERIAL Y METODOS.....	140
Mantenimiento de los individuos.....	140
Diseño experimental.....	141
Análisis de los datos.....	143
RESULTADOS.....	144
Experimento 1: Poros precloacales.....	144
Experimento 2: Piel.....	148
DISCUSION.....	153
CONCLUSIONES.....	162
REFERENCIAS.....	165

INTRODUCCION

INTRODUCCION

Muchos reptiles pasan gran parte de su vida en túneles, galerías o bajo piedras, escondiéndose en ellos cuando son adultos ó bien desarrollándose allí como huevos o en sus estadios juveniles. El microclima de un tunel está regulado por el suelo que le rodea, y presenta grandes ventajas para los reptiles, permitiéndoles escapar de la radiación solar incidente o de la pérdida de calor nocturna. Las cavidades en el suelo presentan a menudo mayor humedad que la superficie con lo que se retarda la pérdida de humedad del cuerpo. Los movimientos del aire son mínimos y bastante lentos, evitando así la acción enfriadora del viento. El fuego puede devastar grandes superficies pero el calor sólo penetrará a escasos centímetros en el interior. Los túneles son además, un buen medio para escapar de la acción de muchos predadores (Gans 1974).

Los reptiles han utilizado diversas estrategias para ocupar estos nichos subterráneos, y la gran diversidad de formas adaptadas morfológica y funcionalmente a esta existencia sugiere que su ocupación no ha sido reciente. Entre las especies actuales se puede encontrar desde animales que ocasionalmente excavan en la hojarasca, a formas totalmente fosoriales que ocupan complejos sistemas de galerías.

Introducción

Aunque muchas serpientes viven en la superficie y son facultativamente excavadoras, otros grupos son completamente subterráneos. Este es el caso de los *Amphisbaenia*, un grupo de reptiles incluido dentro de los *Squamata* altamente modificados para la vida fosorial, y que proveen un excelente ejemplo para estudiar el efecto de la gran fuerza selectiva que supone la existencia subterránea (Gans 1967, 1974).

ESTADO ACTUAL DEL TEMA

Los anfisbenios se hallan especializados en una existencia totalmente subterránea (Gans 1978), ocupando túneles más o menos permanentes de construcción propia. En los saurios al igual que en los anfisbenios, la especialización morfológica para cavar parece estar concentrada principalmente en la elongación del tronco y en el incremento del número de vértebras (Hoffstetter y Gasc 1969), modificación del tamaño de la cabeza y de la arquitectura craneal, y reducción de las patas (Essex 1927), con el consiguiente cambio en otras estructuras. Todos los anfisbenios presentan cuerpos alargados con el consecuente aumento de segmentos axiales (Gans 1974) y la mayoría carece de cualquier signo externo de extremidades. Se han estudiado ampliamente las adaptaciones morfológicas y funcionales del esqueleto. Las cinturas pectoral y pélvica se hallan reducidas, y el esqueleto es sólido y fuertemente osificado. Con esta morfología y al igual que otros *Squamata* ápodos, los

Introducción

anfisbenios se mueven mediante ondulaciones laterales, a veces enparejadas con movimientos de concertina. Además, presentan locomoción rectilínea, que requiere un tegumento flexible y un refuerzo del paquete muscular dirigido anterior y posteriormente desde el tegumento (Gans 1985, Jayne 1986, Thomas y Thomas 1978). Existen también muchos trabajos que han estudiado los patrones que utilizan para cavar, encontrándose tres maneras diferentes dependiendo de la forma de la cabeza (Gans 1974, 1978). Otros estudios relacionados con los movimientos se han realizado para estudiar las estrategias de escape y el comportamiento defensivo (Cloudsley-Thomson 1977, Gorzula et al. 1977, Malkmus 1982, Van den Elzen 1980).

Por otra parte, existe un gran número de trabajos que han estudiado numerosos aspectos de la anatomía interna (ver revisiones de Gans 1969, 1974, 1978), como por ejemplo los dedicados al aparato reproductor, y la morfología de los hemipenes (Bons y Saint Girons 1963, Rosemberg et al. 1991). Otros aspectos estudiados son el cariotipo (Cole y Gans 1987), y la hematología (Gorzula y Arocha-Piñango 1977, Ramírez et al. 1977).

Una característica destacada de los anfisbenios es que el oído sufre transformaciones debidas a las modificaciones de la estructura del esqueleto para poder cavar, y presenta un gran desarrollo (Gans 1974, 1978, Gans y Wever 1972, 1974, 1975, 1976, Wever y Gans 1972, 1973). Por el contrario el ojo es poco funcional y la visión es vestigial (Gans 1974).

Introducción

Es un grupo con una gran controversia desde el punto de vista filogenético, y su origen y relaciones con otros reptiles presentan grandes problemas. Gans (1978) en su revisión los asignó el rango de Orden *Amphisbaenia* dentro del Superorden *Squamata*, mientras que Böhme (1989) y Schwenk (1988) los vuelven a incluir dentro de los *Sauria* y próximos a las Familias *Teiidae* y *Gymnophthalmidae*. Recientemente Estes et al. (1988) los colocan dentro de la radiación *Scleroglossa* pero con relaciones desconocidas con otros *Scleroglossa*. De cualquier manera parece clara la división de los anfisbenios en cuatro familias bien diferenciadas: *Trogonophidae*, *Bipedidae*, *Rhineuridae* y *Amphisbaenidae*, considerándose esta última familia como la más primitiva (Gans 1978).

Mientras que la biología térmica de los saurios ha sido bien estudiada existen muy pocos datos disponibles sobre anfisbenios (Avery 1982, Huey 1982, Miller 1944, Papenfuss 1982). Las temperaturas corporales del Género *Blanus* no habían sido recogidas hasta ahora, aunque Bons y Saint Girons (1963) hicieron referencia a su actividad en relación con las temperaturas del sustrato. Cowles y Bogert (1944), y Gans y Bonin (1963) apuntaron la posibilidad de regular la temperatura corporal mediante migraciones diurnas verticales y movimientos entre túneles cerca de la superficie y más profundos. Estos patrones se observaron en el anfisbenio *Agamodon aguliceps* en Somalia (Gans 1965). También ha sido

Introducción

estudiada la selección de temperaturas en gradiente en el anfisbenio *Trogonophis wiegmanni* (Gatten y McClung 1981).

La búsqueda de alimento bajo tierra implica la construcción de túneles, presumiblemente con unos elevados costes energéticos (Kamel y Gatten 1983), además de que la fauna de invertebrados no se distribuye de manera uniforme en el suelo (Di Castri 1973). Existen algunos trabajos sobre la dieta de los anfisbenios, pero pocos examinan los patrones de selección de alimento en relación con la disponibilidad de presas en el medio. Por ejemplo, se ha estudiado la dieta de *Amphisbaena gonavensis* (Cusumano y Powel 1991), *A. darwinii* (Cabrera y Merlini 1990), y *A. alba* (Cloudsley-Thomson 1977, Gorzula et al. 1977), y las adaptaciones para la alimentación de la especie *A. ridleyi* (Pregill 1984). Recientemente Cruz Neto y Shinya Abe (1993) han estudiado la composición de la dieta en dos especies sintópicas de anfisbenios neotropicales (*Cercolophia roberti* y *A. mertensii*).

En especies subterráneas que presentan una comunicación visual o auditiva restringida o ausente, la utilización de otros sentidos alternativos puede ser muy importante. Así, el empleo del olfato por los anfisbenios a la hora de detectar presas potenciales o individuos conespecíficos durante la estación reproductora podría ser de gran ayuda. Gans (1974) apuntó la posible utilidad del oído en la detección de presas en los anfisbenios, y Hetherington (1989) estudió la detección de vibraciones de presas potenciales en el reptil semisubterráneo *Scincus scincus*. Sin embargo, hasta ahora no

Introducción

existía ningún estudio sobre la detección de presas e individuos conespecíficos en este grupo.

Al seleccionarse un modo de vida fosorial, es necesario que existan soluciones alternativas para cada demanda ecológica. En este contexto se engloba la presente tesis. Con ella se quieren investigar las consecuencias que la vida subterránea tiene sobre la ecología de la culebrilla ciega (*Blanus cinereus*), único anfisbenio de la Península Ibérica (Busack 1988, Salvador 1981). Se pretende comprobar si estas soluciones son congruentes o por el contrario crean numerosas demandas conflictivas y costes que los individuos deben solucionar.

OBJETIVOS E HIPOTESIS

A continuación se detallan los objetivos concretos que se pretenden estudiar y las hipótesis planteadas para cada uno de ellos.

Capítulo 1: Selección de Microhábitat. En este capítulo se estudia cómo la adaptación a la vida subterránea condiciona la selección de microhábitat de *B. cinereus*. Según los diversos materiales, los sustratos presentan diversas propiedades que pueden beneficiar a un organismo. Puesto que estas ventajas deben compararse con los costes de excavar en el terreno, se sugiere que las características del sustrato serán las que determinen la selección de microhábitat.

Introducción

Capítulo 2: Biología térmica. Algunos reptiles epigeos son capaces de controlar y mantener su temperatura corporal mediante cambios comportamentales, que les hacen mantener sus constantes fisiológicas dentro de unos niveles óptimos durante el mayor tiempo posible (Adolph 1990, Avery 1982, Carrascal et al. 1992, Huey 1974, 1982). En este capítulo se examina cómo puede ser la biología térmica de un reptil fosorial, analizando las temperaturas corporales de *B. cinereus* en el campo, las temperaturas seleccionadas en un gradiente térmico y el ciclo diario de temperaturas disponibles en el suelo para ver si la estratificación térmica puede facilitar la termorregulación subterránea.

Capítulo 3: Ecología trófica. Las adaptaciones morfológicas para vivir bajo tierra restringen la talla de las presas que pueden ser capturadas (Andrews et al. 1987). En este capítulo se examina cómo la adaptación al medio subterráneo puede afectar a la composición de la dieta de *B. cinereus* así como a su comportamiento alimenticio. Se estudian además, qué sentidos son utilizados para poder detectar a las presas dentro de las galerías cuando la visión es poco operativa.

Capítulo 4: Reconocimiento intraespecífico. La presencia de poros femorales en machos y hembras parece indicar una posible utilización de feromonas sexuales por *B. cinereus*

Introducción

para la comunicación intraespecífica. En este capítulo se estudia cómo *B. cinereus* es capaz de detectar y discriminar mediante el sistema vomeronasal los olores de otros individuos conespecíficos, diferenciando además los olores de ambos sexos durante la estación reproductora.

ESPECIE DE ESTUDIO

La culebrilla ciega (*Blanus cinereus* Vandelli, 1797) es el único anfisbenio presente en Europa (Salvador 1981), y hoy en día se le considera endémico de la Península Ibérica, ya que las poblaciones marroquíes han sido asignadas a otras dos especies, *B. mettetali* y *B. tingitanus* (Bons 1963, Busack 1988). Sus poblaciones se encuentran distribuidas por casi todo el territorio Peninsular, excepto en zonas del Norte y Nordeste de España (Barbadillo 1987, Falcón y Clavel 1987, Galán 1985, Pérez Mellado 1983). Dentro de los anfisbenios es uno de los géneros más primitivos (Gans 1978, Gans y wever 1975).

Los machos pueden alcanzar una longitud total de 282 mm, mientras que las hembras son algo menores (Salvador 1981). No existe dimorfismo sexual (Busack 1988), aunque Gil et al. (1993) encuentran una tasa mayor del incremento de la altura de la cabeza de los machos durante la ontogenia.

Se encuentra tanto en suelos calcáreos como graníticos (Malkmus 1982), generalmente en terrenos arenosos (Busack y Jaksic 1982a, Valverde 1967), y no suele sobrepasar los 1000

Introducción

metros de altitud, aunque puede llegar hasta los 1600 m en la Sierra de Gredos (Gil et al. 1993, Lizana et al. 1988) y los 1800 m en Sierra Nevada (Pleguezuelos 1986). Parece seleccionar zonas con bastante humedad ambiental (Gil et al. 1993, Pérez Mellado 1983), y con abundante cobertura vegetal (Pleguezuelos 1989).

Suele encontrarse activo a poca profundidad en el sustrato (Valverde 1967) o bajo piedras durante la Primavera y el Verano (Busack 1978, Escarré y Vericad 1981, Gil et al. 1993), aunque en sitios cálidos puede estar activo desde Febrero (Valverde 1967). La reproducción ocurre durante Abril y Mayo (González de la Vega 1988), y ponen un único huevo (Escarré y Vericad 1981).

Existe relativamente poca información acerca de la alimentación de la culebrilla ciega en España, citándose como presas mayoritarias en la dieta las larvas de insectos y las hormigas (Escarré y Vericad 1981, Galán 1985, Gil et al. 1993, Mellado et al. 1975, Valverde 1967), a las que podría localizar con su oído bien desarrollado (Gans y Wever 1975). Como consecuencia de un estudio realizado sobre alimentación se ha descrito un nuevo nematodo intestinal para esta especie *Blanusia pseudorhabditis* (Zapatero et al 1991).

Respecto a los predadores de la especie, en el área de estudio se han observado ejemplares de lagarto ocelado (*Lacerta lepida*), culebra bastarda (*Malpolon monspessulanus*), y víbora hocicuda (*Vipera latastei*) que pueden ser ocasionales predadores de *B. cinereus* (Bea y Braña 1988,

Introducción

Castilla et al. 1991, Díaz Paniagua 1976). Además, en el sur de España, la culebra de cogulla (*Macroprotodon cucullatus*) es uno de sus principales predadores (Hiraldo 1974). Entre las aves se encuentran, por ejemplo, el ratonero (*Buteo buteo*) y el cernícalo común (*Falco tinnunculus*) (Martín y López 1990). Por último, la gineta (*Genetta genetta*), el zorro (*Vulpes vulpes*) y el jabalí (*Sus scrofa*) también están presentes y podrían capturar algún individuo (Amores 1975, Delibes 1974, Garzón et al. 1984). Como táctica de escape utiliza la huida por una de sus galerías o bien se enrolla sobre una rama o cualquier palito (Malkmus 1982). Pueden presentar autotomía de la cola, aunque luego no la regeneran (Gans, 1974, Greene 1973).

Capítulo 1

SELECCION DE MICROHABITAT

Capítulo 1.

SELECCION DE MICROHABITAT

INTRODUCCION

La selección de hábitat viene determinada tanto por factores intrínsecos de una especie, como determinadas restricciones morfológicas, como por factores extrínsecos propios del hábitat (Heatwole 1977). Mediante cambios temporales en la utilización de los diferentes microhábitats disponibles, los reptiles pueden cubrir sus requerimientos de termorregulación (Asplund 1974, Paulissen 1988, Reagan 1974, Scheibe 1987), búsqueda del alimento (Henderson 1974, Paulissen 1987), escape de predadores (Stamps 1983), interacciones con otros individuos de su especie o interespecíficas (Bradshaw 1971, Schall 1974) y reproducción (Reinert y Zapalorti 1988). De este modo, el uso diferencial de microhábitats puede tener un efecto directo sobre la supervivencia de un reptil proporcionándole una mayor ventaja evolutiva (Christian et al. 1983).

Los anfisbenios son un grupo de reptiles subterráneos completamente adaptados a la vida fosorial. Este medio hipogeo les proporciona grandes ventajas (Gans 1974). Sin embargo, las fuertes modificaciones que han sufrido (visión vestigial, reducción del tamaño de la cabeza y pérdida de extremidades), y las limitaciones del propio medio subterráneo (menor temperatura que en la superficie,

Selección de microhábitat

problemas de compactación en la estación seca o encharcamiento en la estación húmeda) podrían restringir sus capacidades para seleccionar microhábitats óptimos (Gans 1974).

En este sentido, se pretenden examinar dos objetivos a lo largo de este capítulo:

- Caracterizar la selección de microhábitat de una población de *Blanus cinereus* testificando la hipótesis nula de que no existen diferencias entre las características del microhábitat ocupado por *B. cinereus* y una serie de localizaciones escogidas al azar dentro del hábitat general.
- Estudiar las posibles variaciones ontogénicas y sexuales en la selección de microhábitat para esta especie (Martín *et al.* 1991).

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

El trabajo se llevó a cabo durante los meses de Mayo a Junio de 1989 en un área de bosque mediterráneo próxima a Torrelodones (40°35'N, 3°56'W) (Madrid) a una altitud aproximada de 960 m. El clima de la zona es de tipo mediterráneo contrastado, siendo la temperatura media de las mínimas del mes más frío (Enero) de 1.4 °C y la media de las máximas del mes más cálido (Julio) de 30.9 °C. La precipitación media anual que se registra en la zona es de

Selección de microhábitat

608 mm (Montero y González 1984).

La geomorfología de la zona está caracterizada por la presencia de pequeñas colinas separadas entre sí por valles amplios por los que discurren arroyos estacionales de poca importancia. El sustrato es silíceo y arenoso, junto a numerosos bloques, rocas y piedras de granito formando un típico paisaje de "berrocal". Los suelos predominantes son las tierras pardas meridionales (Guerra 1968).

La vegetación arbórea está constituida por un encinar de *Quercus rotundifolia* con enebros (*Juniperus oxycedrus*), siendo estos últimos predominantes en amplias zonas. Se encuentran además, matorrales de *Cistus ladanifer* (Fam. Cistaceae), junto a *Lavandula stoechas* y *Thymus mastichina* (Fam. Labiatae) (Rivas-Martínez et al. 1987). En el subsuelo del bosque aparecen pastizales anuales de escaso porte constituidos principalmente por *Tuberaria* sp. (Fam. Cistaceae) y *Vulpia* sp. (Fam. Poaceae), mientras que en las vaguadas aparecen pastizales perennes vivaces de gran consistencia formados por *Bromus* sp., *Poa bulbosa*, *Stipa gigantea* y *Arrhenantherum* sp. (Fam. Poaceae) asociados a las zonas con mayor humedad freática situadas en los valles (Rivas-Martínez et al. 1987).

Métodos de muestreo

La zona era recorrida al azar durante el día. Se seleccionaron varios transectos al azar, mediante la

Selección de microhábitat

colocación de una cuadrícula sobre un mapa de la zona de estudio, seleccionando a continuación las coordenadas mediante una tabla de números aleatorios, procurando no sesgar la búsqueda hacia ningún tipo de hábitat determinado. Se levantaron todas las piedras encontradas en una banda de 5 metros a ambos lados de la línea de progresión.

Para estimar las características del microhábitat ocupado por *B. cinereus*, cuando un ejemplar era localizado bajo una piedra, se tomaba un área de 1.5 m de radio alrededor de la piedra donde se encontraba. En este área se estimaban las coberturas de los distintos elementos del microhábitat a nivel del sustrato: rocas (> 1 m de diámetro), piedras (< 1 m), suelo desnudo, pastizal, hojarasca de *J. oxycedrus*, de *Q. rotundifolia* y de *C. ladanifer*, bases de matorral y troncos de los árboles. Estimamos además, la cobertura de vegetación subárborea (a menos de 2 m de altura) de *L. stoechas*, *C. ladanifer*, *T. mastichina*, *Q. rotundifolia*, *J. oxycedrus*, y otras especies de matorrales, pastizal anual y pastizal perenne, así como la cobertura de vegetación arbórea (> 2 m de altura) de *J. oxycedrus* y *Q. rotundifolia*. Igualmente, se midieron las distancias desde el punto central donde se encontró un individuo a la roca, tronco de *J. oxycedrus* y de *Q. rotundifolia* más cercanos. En cada piedra se midió también la pendiente del suelo, y se tomó una muestra de tierra en el centro de la circunferencia y adyacente a la piedra para su posterior análisis en el laboratorio.

Selección de microhábitat

A cada muestra de tierra se le midió el pH en suspensión de agua utilizando un pH-metro, y se determinaron las texturas mediante el método de Boyoucos, ligeramente modificado, basado en la ley de Stokes (García Lozano et al. 1963). Con este método se obtuvieron los porcentajes de grava (Partículas > 2 mm de diámetro), arena (entre 2 y 0.05 mm), limo (0.05 a 0.002 mm) y arcilla (< 0.002 mm). Posteriormente se definió el tipo de suelo de la muestra basándose en la textura, siguiendo la clasificación habitual de los estudios edafológicos.

Cada ejemplar colectado fue sexado mediante disección (machos = 22, hembras = 31) y medido (longitud cabeza-cloaca). La talla alcanzada en la madurez por *B. cinereus* es desconocida. Sin embargo, datos procedentes de *B. mettetalii* (Bons y Saint Girons 1963) sugieren que las muestras contenían individuos adultos e inmaduros de diferentes clases de edad. Para los análisis de variación ontogenética en la selección de microhábitat, se consideraron tres clases de tamaño (70-140 mm, $N = 11$; 141-175 mm, $N = 26$; y 176-210 mm, $N = 16$).

Para estimar la disponibilidad de microhábitats en la zona de estudio fueron realizados una serie de transectos al azar cubriendo todo el área. Cada 25 metros se elegía al azar una piedra como punto central, procediendo luego del mismo modo que cuando se encontraba un individuo de *B. cinereus* en la toma de datos de microhábitat.

Selección de microhábitat

Análisis de los datos

Para identificar las variables que mejor explicaran una posible selección de hábitat, la matriz de datos obtenida (28 variables y 109 observaciones) fue sometida a un análisis de la función discriminante (DFA). Para asegurar la normalidad de las variables, se aplicó previamente la transformación angular ($x' = \arcsen (\sqrt{x/100})$) a las variables expresadas como porcentajes (por ej. las coberturas), mientras que al resto se les aplicó la transformación logarítmica ($y' = \log (y+1)$) (excepto al pH, que ya viene expresado como logaritmo).

Para conocer la relación de los valores de la función discriminante para cada observación (coordenadas) con cada una de las variables, se utilizó un análisis de correlación de Pearson. Se empleó un análisis unifactorial de la varianza (ANOVA) para examinar la variación de las coordenadas de las observaciones en el factor de clasificación presencia de individuos-azar de las muestras de microhábitat, y para comprobar si existía variación entre sexos y entre clases de tamaño.

Un análisis de regresión múltiple por pasos fue utilizado para analizar la relación del pH con las variables del sustrato. El test de la χ^2 con la corrección de Yates y el de similitud de porcentajes se emplearon para detectar diferencias en el uso de los tipos de suelos (Sokal y Rohlf 1981).

RESULTADOS

La Tabla 1.1 muestra los valores medios de cada variable obtenidos en las muestras realizadas al azar y en aquellas donde se observaron *B. cinereus*. El análisis discriminante realizado con las 28 variables transformadas, revela que existen diferencias significativas entre los lugares utilizados y los disponibles (Lambda de Wilk = 0.50, $\chi^2 = 64.58$, 28 g.l., $P < 0.001$). El análisis discriminante clasifica correctamente el 71 % de las observaciones. Los valores de las coordenadas de la función discriminante para los sitios ocupados por *B. cinereus* ($\bar{x} \pm SE = 1.02 \pm 0.13$) y para aquellos determinados al azar ($\bar{x} \pm SE = -0.96 \pm 0.14$) difieren significativamente (ANOVA, $F_{1,107} = 102.6$, $P < 0.001$) (Fig. 1.1).

Los valores de la función discriminante no difieren al considerar ni la talla ($F_{2,50} = 0.62$, $P > 0.05$) ni el sexo ($F_{1,51} = 0.07$, $P > 0.05$) de los individuos observados. Además, de 46 piedras en las que encontramos individuos de *B. cinereus*, en cuatro había un macho y una hembra juntos, y en tres un inmaduro junto a los adultos.

Los valores de las coordenadas de la función discriminante están correlacionados positiva y significativamente con las coberturas de rocas, piedras y hojarasca de *J. oxycedrus* en el sustrato, cobertura arbórea de *J. oxycedrus* y con el pH. Existe correlación negativa y significativa con las coberturas de hierba, pastizal perenne,

Selección de microhábitat

TABLA 1.1 - Valores medios de las variables del sustrato y la vegetación medidos para los puntos donde se encontró algún *B. cinereus* y para aquellos determinados al azar. Se indican los valores de las correlaciones de Pearson (*r*) entre cada variable y las coordenadas de la función discriminante.

Variables	<i>B. cinereus</i> (<i>N</i> = 53)	Azar (<i>N</i> = 56)	<i>r</i>
<i>Cobertura del sustrato (%)</i> :			
Rocas	10.2 ± 1.9	6.5 ± 1.4	0.21 *
Piedras	9.2 ± 0.8	4.6 ± 0.6	0.66 ***
Suelo desnudo	26.6 ± 3.0	32.8 ± 3.0	-0.17
Hoj. <i>J. oxycedrus</i>	17.5 ± 3.3	8.4 ± 2.0	0.29 **
Hoj. <i>Q. rotundifolia</i>	4.2 ± 1.5	2.1 ± 1.4	0.15
Hoj. <i>C. ladanifer</i>	4.3 ± 1.6	3.4 ± 1.6	0.10
Hierba	15.6 ± 2.6	30.1 ± 3.9	-0.34 ***
Matorrales	11.7 ± 1.7	11.4 ± 1.6	0.02
Troncos	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.1	0.10
<i>Vegetación subarbórea (%)</i> :			
<i>J. oxycedrus</i>	1.3 ± 0.6	0.6 ± 0.3	0.18
<i>Q. rotundifolia</i>	1.2 ± 0.9	1.6 ± 0.6	-0.15
<i>C. ladanifer</i>	3.8 ± 1.5	4.6 ± 1.4	0.06
<i>L. stoechas</i>	8.8 ± 1.5	8.1 ± 1.6	0.05
<i>T. mastichina</i>	0.7 ± 0.2	0.6 ± 0.2	0.15
Herbáceas anuales	13.4 ± 2.1	16.7 ± 2.2	-0.10
Herbáceas perennes	2.2 ± 1.2	13.3 ± 3.5	-0.39 ***
Otros tipos	0.3 ± 0.1	1.1 ± 0.6	-0.15

Selección de microhábitat

(Tabla 1.1, cont.)

Vegetación arbórea (%):

<i>J. oxycedrus</i>	19.8 ± 3.9	10.6 ± 2.6	0.24 **
<i>Q. rotundifolia</i>	1.9 ± 0.9	2.1 ± 1.5	0.04

Distancia a (m):

<i>J. oxycedrus</i>	25.2 ± 7.6	13.5 ± 4.2	0.14
<i>Q. rotundifolia</i>	91.8 ± 13.2	91.9 ± 12.7	0.01
Roca	2.4 ± 0.5	11.8 ± 4.9	-0.30 **

Características del suelo (%):

Grava	50.7 ± 1.6	51.9 ± 1.5	-0.08
Arena	34.1 ± 1.2	33.5 ± 1.0	0.03
Limo	11.1 ± 1.0	10.3 ± 0.7	-0.01
Arcilla	4.1 ± 0.4	4.3 ± 0.5	-0.12
pH	6.1 ± 0.1	5.9 ± 0.1	0.31 ***
Pendiente suelo (°)	17.1 ± 1.8	13.1 ± 1.8	0.13

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

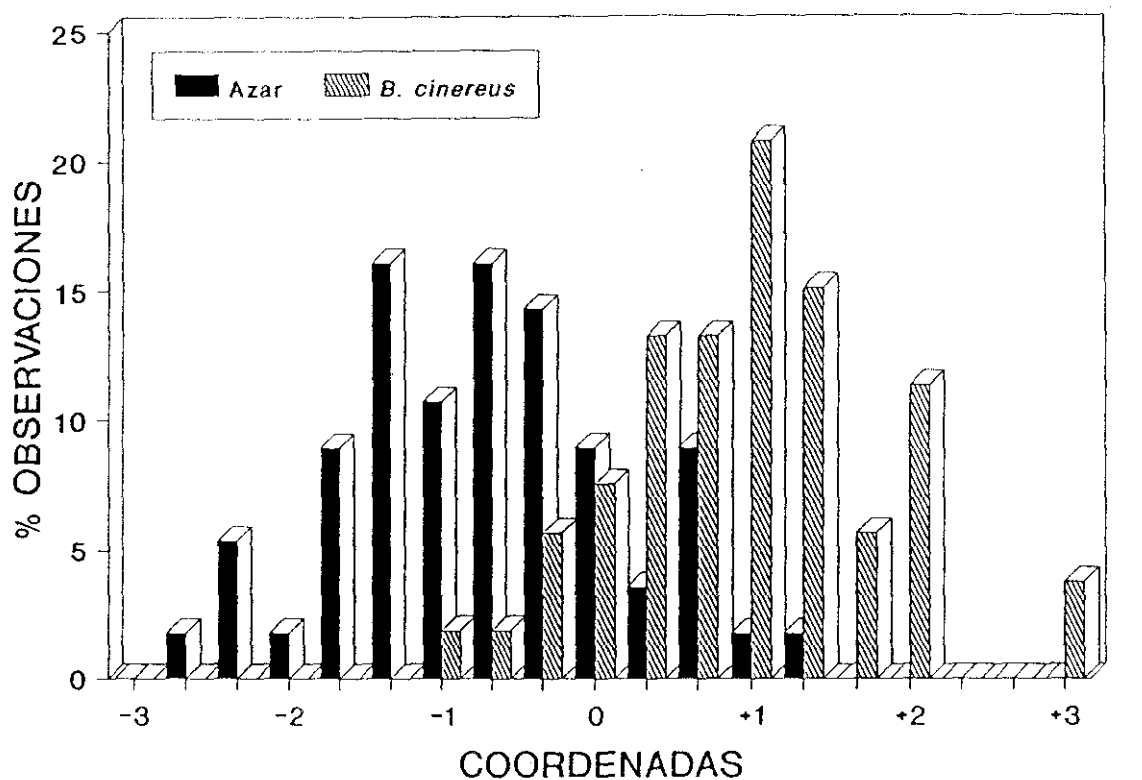


FIGURA 1.1 - Distribución de frecuencias de las coordenadas de la función discriminante para los puntos determinados al azar y aquellos ocupados por *B. cinereus*.

Selección de microhábitat

y distancia a la rocas. El resto de las variables no se correlacionan significativamente (Tabla 1.1).

Para reducir el número de variables, se calcularon los valores de correlación existentes entre aquellas que aparecen asociadas significativamente con los valores de la función discriminante. Dentro de las que están asociadas positivamente a la presencia de *B. cinereus*, aparecen fuertemente correlacionadas entre sí la hojarasca y la vegetación arbórea de *J. oxycedrus*, con el pH. Esta correlación tiene un significado biológico, ya que las acículas de *J. oxycedrus* al caer sobre el sustrato originan procesos de humificación que elevan el pH del suelo. Por otro lado la cobertura de pastizal está correlacionada negativamente con la presencia de vegetación arbórea de *J. oxycedrus* (Tabla 1.2).

Para comprobar la relación entre pH y coberturas del sustrato se realizó una correlación múltiple por pasos, que muestra ($r^2 = 0.23$, $F_{3,105} = 11.89$, $P < 0.001$) una relación positiva entre el pH y las hojarascas de *J. oxycedrus* (Coef.= 0.01, $t = 4.2$), y *C. ladanifer* (Coef.= 0.01, $t = 2.6$), mientras que el pH se relaciona negativamente con el suelo desnudo (Coef.= -0.006, $t = 2.5$).

En los análisis de las muestras de suelo hemos encontrado cuatro tipos de suelos: arenoso-franco, franco-arenoso, franco y franco-arcillo-arenoso. Los tipos de suelos ocupados por *B. cinereus* difieren significativamente de los encontrados en las muestras tomadas al azar (χ^2 Yates =

Selección de microhábitat

TABLA 1.2 - Correlaciones entre las variables estructurales significativamente asociadas con la función discriminante. La simbología es la siguiente: Rocas (ROC), piedras (PIED), hojarasca de *J. oxycedrus* (HOJUN), hierba (HIERB), pastizal perenne (PASPER), cobertura arbórea de *J. oxycedrus* (ARJUN), distancia a la roca (DISROC), pH (PH).

Variable	PIED	HOJUN	HIERB	PASPER	ARJUN	DISROC	PH
ROC	0.2		-0.2				
PIED	—						
HOJUN		—	-0.3	-0.2	0.8		0.4
HIERB			—		-0.2		
ARJUN				—			0.4
DISROC						—	

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

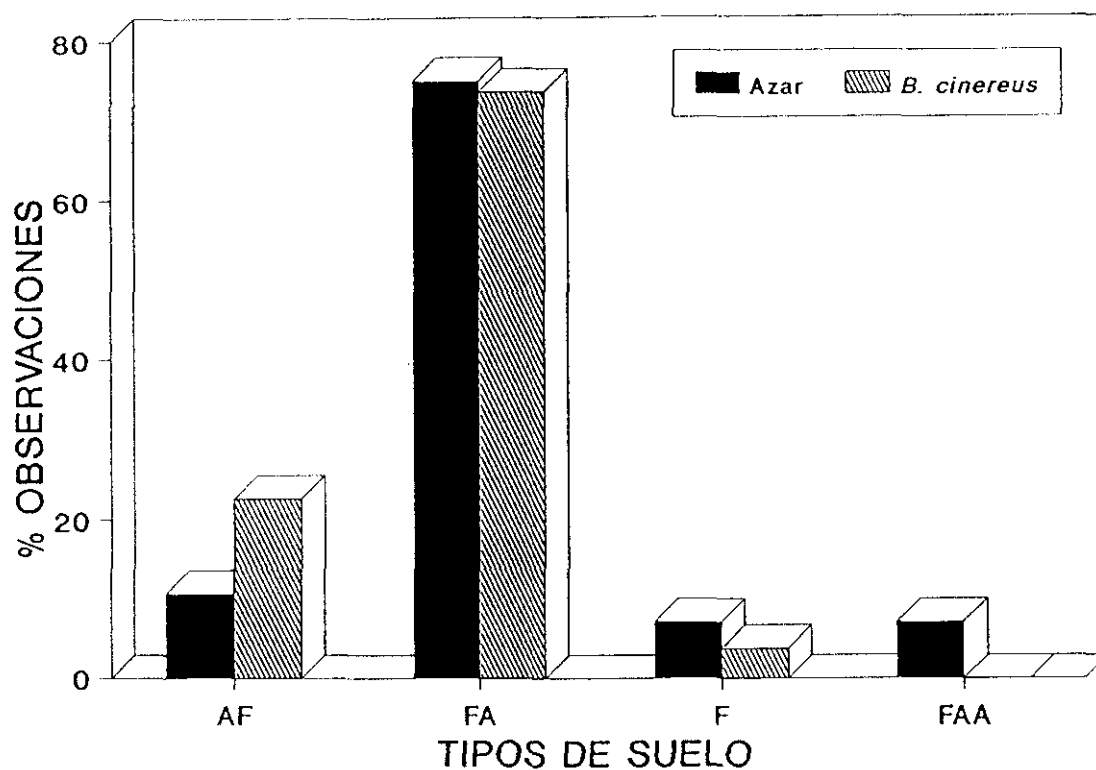


FIGURA 1.2 - Distribución de porcentajes de los tipos de suelos en puntos determinados al azar y en aquellos ocupados por *B. cinereus*. La simbología es la siguiente: Arenoso-franco (AF), franco-arenoso (FA), franco (F) y franco-arcillo-arenoso (FAA).

Selección de microhábitat

13.39, $P < 0.001$) (Fig. 1.2). Los suelos más arcillosos (franco y franco-arcillo-arenoso) son significativamente menos utilizados por *B. cinereus* ($t = -4.96$, $P < 0.01$, en el test de similitud de porcentajes). Por otra parte, la cobertura de pastizal perenne está correlacionada positivamente con el contenido de arcilla ($r = 0.41$, $P < 0.001$), y negativamente con el contenido de arena ($r = -0.29$, $P < 0.001$).

DISCUSION

Blanus cinereus no utiliza indiscriminadamente los distintos tipos de microhábitats disponibles, sino que aparece asociado con algunos de ellos preferentemente. Esta especie utiliza preferentemente los suelos arenosos, aunque esto no es extraño ya que en la zona de estudio dichos suelos son los más abundantes. Otros reptiles fosoriales también se encuentran asociados con suelos arenosos (Henle 1989, Huey et al. 1974, Papenfuss 1982). *Blanus cinereus* parece seleccionar aquellos que tienen mayor contenido de arena, evitando por el contrario los que presentan mayores proporciones de arcilla. Esto puede explicarse considerando que los suelos arenosos son más fácilmente excavables debido a que la cohesión entre sus partículas es menor (Gans 1974, Papenfuss 1982). Por el contrario, la arcilla tiende a compactar el suelo tanto cuando hay humedad, en época de lluvias, como durante la sequía estival, haciendo que la penetración en el suelo por

Selección de microhábitat

animales excavadores sea más difícil. Esta elección se vería favorecida ya que *B. cinereus* es la especie menos adaptada a la vida excavadora dentro de todo el orden *Amphisbaenia* (Gans 1974).

Esta especie selecciona especialmente las piedras frente a las rocas. Colocándose bajo las piedras durante el día puede aumentar su temperatura corporal sin exponerse directamente a los depredadores epigeos mientras que bajo las rocas la consecución de temperaturas elevadas sería más costoso (ver capítulo 2). También bajo las piedras es más elevada la humedad relativa y se encuentran presas potenciales que se refugian allí. Por otro lado, la proximidad de las piedras ocupadas por los anfisbenios a las rocas sería consecuencia del proceso de fragmentación de estas y no tendría significado biológico.

Blanus cinereus selecciona fuertemente la hojarasca de *J. oxycedrus*; dicha hojarasca es más abundante que la de *Q. rotundifolia* o la de *C. ladanifer*. También otros reptiles fosoriales se encuentran a menudo en el sustrato bajo matorrales (Henle 1989, Papenfuss 1982). En la hojarasca que se acumula bajo *J. oxycedrus*, *B. cinereus* podría excavar fácilmente. También es probable que en este medio más rico en materia orgánica sea mayor la abundancia de Invertebrados. Además, la cobertura de árboles y matorrales proporciona sombra y permitiría termorregular comportamentalmente a los anfisbenios (Papenfuss 1982, y además ver capítulo 2).

Selección de microhábitat

Los sustratos con vegetación herbácea son poco utilizados por *B. cinereus*. Los resultados indican que es indiferente a las hierbas anuales de escaso porte, pero que evita las hierbas perennes. Los suelos con raíces de hierbas perennes estarían más compactados debido a su mayor contenido en arcilla y las propias raíces añadirían más dificultades a la excavación. En estas zonas se mantiene además un exceso de agua que podría dificultar la respiración subterránea de *B. cinereus*.

Los resultados indican que las características del suelo influyen directamente en la selección de microhábitat. En cambio, la influencia de la vegetación es indirecta. Árboles y matorrales forman hojarasca sobre el sustrato que les rodea y forman una capa de humus que favorece la presencia de Invertebrados. También proporcionan sombra que puede ser útil a los anfisbenios en las horas más calurosas del día.

La falta de variación intraespecífica podría ser debida al tipo de muestreo realizado o al pequeño tamaño de muestra, pero parece más probable que el medio subterráneo no permita variación intraespecífica, al menos al nivel examinado. Esta restricción podría ser local y deberse a las condiciones de cierta homogeneidad del área de estudio.

Este estudio se realizó en primavera. En el zona de estudio las temperaturas que se alcanzan en esta estación no son muy elevadas, contando, además, con algunas lluvias. Sin embargo, en verano se alcanzan temperaturas mucho más elevadas y practicamente no se producen lluvias. Estos

Selección de microhábitat

fuertes cambios estacionales que registran las regiones mediterráneas podrían sugerir una variación estacional en el uso de microhábitats por *B. cinereus*. Así, factores abióticos, como son la temperatura y la humedad, regularían la ubicación espacial de este reptil.

Capítulo 2

BIOLOGIA TERMICA

Capítulo 2.

BIOLOGIA TERMICA

INTRODUCCION

La temperatura y el alimento disponible son dos factores importantes a tener en cuenta la hora de seleccionar un hábitat, y pueden interactuar de manera compleja, llegando a ser demandas conflictivas para los reptiles (Swingland y Lessells 1983) al influir en su supervivencia y su éxito reproductivo (Huey 1991). Los estudios sobre biología térmica, patrones de actividad y sus relaciones con la búsqueda de alimento se han realizado principalmente sobre taxones de saurios epígeos fácilmente observables. Sin embargo, la fisiología térmica y otros aspectos relacionados de los animales fosoriales son poco conocidos ya que las observaciones en condiciones naturales resultan difíciles (Avery 1982, Huey 1982, pero ver Miller 1944, Papenfuss 1982).

La búsqueda de alimento bajo tierra implica la construcción de túneles, presumiblemente con unos elevados costes energéticos (Kamel y Gatten 1983). Si los ectotermos subterráneos seleccionaran temperaturas corporales más elevadas que las temperaturas disponibles en el sustrato, incurrirían en elevados costes al buscar el alimento en microhábitats con bajas temperaturas, ya que deberían invertir mucho tiempo y energía en la termorregulación.

El propósito de este capítulo es examinar las relaciones entre las características térmicas y tróficas del medio subterráneo y su dinámica durante las horas del día con la biología térmica de *Blanus cinereus*. Los puntos estudiados fueron:

1) Predecir las características de la termorregulación en los ectotermos fosoriales es difícil. Algunos ambientes subterráneos presentan una estratificación térmica muy limitada, haciendo difícil la termorregulación. Sin embargo, en otros ambientes hipogeos los gradientes térmicos en el suelo pueden realmente facilitarla (Huey et al. 1989). Se examinó si *B. cinereus* es un animal termoconformista o si selecciona una temperatura corporal apropiada tanto tiempo como le sea posible, estudiando las temperaturas corporales de individuos encontrados bajo rocas y estableciendo las relaciones entre las temperaturas corporales y ambientales en distintos periodos horarios y estacionales (Martín et al. 1990), la selección de temperaturas del sustrato en un gradiente térmico y los movimientos en éste como un índice de los niveles de actividad.

2) Los patrones de variación térmica en ambientes subterráneos cambian con la profundidad. Las temperaturas de la superficie del suelo varían ampliamente a lo largo del día, pero las temperaturas de las capas profundas son estables (Huey et al. 1989, Muth 1980). Las temperaturas del suelo a una profundidad dada están influidas por las condiciones meteorológicas, las propiedades físicas del suelo

(Muth 1980), el grado de insolación y la presencia o ausencia de rocas, las cuales pueden ofrecer ventajas a los ectotermos subterráneos (Huey et al. 1989). Se examinaron qué microhábitats pueden ser utilizados por *B. cinereus* en relación con el ciclo de temperaturas diarias, y si el uso de rocas observado está relacionado con un comportamiento termorregulador.

3) La fauna de invertebrados no se distribuye en el suelo de manera uniforme. La abundancia y diversidad de invertebrados en las zonas áridas varía dependiendo de factores topográficos como la inclinación y exposición de las pendientes (Di Castri 1973), la estabilidad del suelo, acumulación de hojarasca, materia orgánica, precipitación, temperatura, insolación, humedad y las características físicas y químicas del suelo (Cepeda y Whitford 1989a, b, Crawford 1988). Se estudió cómo el esfuerzo de búsqueda de alimento puede ser maximizado en relación con la disponibilidad de invertebrados a diferentes profundidades.

No se ha estudiado toda la variación anual registrada. Sólo se describen los patrones de comportamiento en primavera, y *B. cinereus* puede estar activo de Febrero a Octubre. Sin embargo, los resultados pueden permitir la predicción de los patrones de comportamiento en verano.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en los alrededores de Torrelodones (Madrid), a una altitud aproximada de 950 metros. Bioclimáticamente este área se incluye dentro del nivel superior del piso mesomediterráneo, con un ombroclima entre seco y subhúmedo (Rivas-Martínez 1981, 1982). La temperatura media de las mínimas del mes más frío (Enero) es de 1.4 °C y la media de las máximas del mes más cálido (Julio) de 30.9 °C. La precipitación media anual es de 608 mm (Montero y González 1984). El sustrato es arenoso y los suelos predominantes son las tierras pardas meridionales (69.7% arena, 21.4% limo, 8.9% arcilla), a menudo degradadas a un ranker pardo (Guerra 1968).

La cobertura de la superficie está provista de bloques graníticos (6.5% de la cobertura), rocas (4.6%), hojarasca (13.9%), hierbas (30.1%), matorrales (11.4%), y troncos (0.5%); y el resto es suelo desnudo (Guerra 1968, pero ver capítulo 1). La vegetación arbórea consiste predominantemente en enebros (*Juniperus oxycedrus*), que constituyen la etapa de degradación antropogénica del encinar, como así lo indican la presencia limitada de algunos arbustos de encinas (*Quercus rotundifolia*) (Rivas-Martínez et al. 1987). Se encuentran además, matorrales de *Cistus ladanifer* (Fam. Cistaceae), junto a *Lavandula stoechas* y *Thymus mastichina* (Fam.

Biología térmica

Labiatae) predominantemente, mientras que *Helychrysum stoechas* (Fam. *Compositae*), *Daphne gnidium* (Fam. *Thymeleaceae*) y en algunas áreas *Genista hirsuta* (Fam. *Leguminosae*) se localizan esporádicamente (Rivas-Martínez 1979). Las acículas se acumulan debajo de los enebros formando capas de varios centímetros de espesor, pero la capa de humus no suele tener una profundidad mayor de 10 cm (Guerra 1968, pero ver capítulo 1).

Temperaturas corporales en el campo

El área de estudio fue visitada regularmente de Mayo a Agosto de 1988. Se siguieron rutas al azar a una velocidad aproximada de 200m/hora durante el día (de 6 a 18 horas GMT) y todas las piedras encontradas fueron levantadas. Se examinaron todos los ejemplares de *B. cinereus* que se encontraron bajo las rocas.

La temperatura corporal (T_c) fue medida en un intervalo menor de 10 segundos después de levantar las piedras, utilizando un termómetro digital (rango = $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a $70\text{ }^{\circ}\text{C}$, precisión: $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$). La sonda del termómetro (2 mm de diámetro) se insertó dentro de la cloaca de cada individuo. Para prevenir alteraciones en las T_c , los ejemplares se mantuvieron sujetos sobre el sustrato mediante un palito mientras se les introducía el termómetro. Las temperaturas del sustrato (T_s) y las del aire (T_a) en la sombra y a 5 cm sobre el suelo fueron medidas en cada sitio donde se localizó

Biología térmica

un ejemplar. Se midió también la longitud cabeza-cloaca (LCC) de cada individuo capturado con una precisión de 1.0 mm. Posteriormente todos los ejemplares fueron devueltos a su lugar de captura sin ningún daño.

Se anotó la frecuencia de aparición de los ejemplares bajo piedras en relación al esfuerzo de búsqueda. El número de observaciones fue dividido entre el número de rutas aleatorias que se siguió en una hora determinada.

Selección térmica y actividad en gradiente

Se capturaron 15 ejemplares de *B. cinereus* (6 machos adultos, 3 hembras adultas y 6 inmaduros) durante Marzo de 1990 en el área de estudio, que posteriormente fueron mantenidos en la Estación Biológica de "El Ventorrillo" (Navacerrada). La longitud cabeza-cloaca (LCC) de los individuos osciló entre 80-215 mm ($\bar{x} \pm SE = 147 \pm 8$ mm).

Los anfisbenios fueron observados individualmente dentro de un gradiente térmico (150 cm de longitud, 20 cm de anchura y 25 cm de altura) que tenía como sustrato 2 cm de arena, colocado en una habitación fría. Una bombilla de 200-W fue suspendida sobre uno de los extremos produciendo un gradiente de temperaturas en el sustrato que osciló entre 15 y 40 °C. El extremo frío del gradiente estaba a temperatura ambiente. Cada individuo fue colocado en el gradiente térmico al menos seis horas antes de empezar las mediciones.

Biología térmica

Previamente a realizar las pruebas, se midió la temperatura cloacal (T_c) de cada individuo con un termómetro digital (rango = $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a $70\text{ }^{\circ}\text{C}$, precisión: $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$), y cada temperatura fue comparada con la temperatura que presentaba el sustrato del gradiente (T_s) en el mismo lugar en que se hallaba el individuo. Las temperaturas cloacales estaban estrictamente correlacionadas con las del sustrato, y tenían como media $1.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ más que las temperaturas de la arena adyacente ($T_c = 2.6 + 0.9 \cdot T_s$, $r = 0.97$, $P < 0.001$). Estos resultados son similares a los obtenidos en el campo (ver apartado de temperaturas corporales, pero ver Gil *et al.* 1993). Ya que la T_c puede ser predecida mediante la T_s , sólo se midió la temperatura del sustrato seleccionada (T_{sel}), evitando así molestar a los ejemplares (Gatten y McClung 1981).

Las pruebas se realizaron entre Junio y Julio de 1990. A intervalos de 60 minutos (desde las 7 a las 18 horas), se determinaba la localización del animal en el gradiente y se medía la T_s adyacente a la mitad del cuerpo del individuo. Cada animal fue observado sólo durante un día, y sólo una medida fue tomada para cada periodo horario.

Para examinar la relación entre las T_{sel} y la actividad de los anfisbenios, se midieron los movimientos relativos de los individuos durante las pruebas. La longitud del gradiente se dividió en 15 sectores mediante marcas cada 10 cm. En cada intervalo de 60 min se anotaba la localización del individuo en uno de los sectores, y se calculaba la distancia mínima

Biología térmica

entre las dos localizaciones consecutivas del individuo. Esta longitud fue considerada como un índice de la actividad del anfisbenio (Andrews y Kenney 1990).

Temperaturas operativas ambientales

Se midieron las temperaturas operativas ambientales en el área de estudio utilizando modelos huecos de cobre (Bakken 1989, Bakken et al. 1985). Los tubos (20 cm de longitud, 6 mm de diámetro externo, y 3.3 mm de diámetro interno) eran similares en tamaño y color a un anfisbenio adulto. Se colocó un termopar en el interior del modelo y se cerraron ambos bordes (Bakken 1989). Durante los días de Abril de 1991 en los que el tiempo fue soleado, se midieron cada hora (entre las 7 h y las 18 h), las temperaturas en el suelo a profundidades de 0-25 cm, en intervalos de 5 cm, en sitios al sol y a la sombra. También se midieron las temperaturas operativas bajo piedras al sol de diferentes grosores (0-10, 10-20, 20-30, y > 30 cm de grosor). Para conocer la variabilidad espacial y temporal se tomaron veinte lecturas en diferentes localizaciones por categoría y hora.

Selección de rocas

Para examinar el uso de rocas por los anfisbenios en relación con su grosor, características térmicas, y disponibilidad, se levantaron piedras al azar en el área de

estudio durante Abril de 1991. Cuando un anfisbenio era encontrado, se estimaba la distribución de tamaños de las rocas disponibles. Para ello se midió el grosor de las rocas encontradas a lo largo de dos transectos ortogonales (10 m de largo y 1 m de ancho) que se intersectaban en el punto donde se localizaba el ejemplar. La dirección de los transectos era paralela y perpendicular al sol. Se excluyeron las rocas que eran demasiado pequeñas para cubrir a un anfisbenio adulto (< 10 cm de longitud), y aquellas que presentaban más de $2/3$ de su volumen enterrado. Para determinar si los anfisbenios seleccionan sólo un grupo de todo el rango disponible de tamaños de rocas, se compararon la frecuencia de rocas seleccionadas frente a las disponibles en tres clases de tallas (< 5 , $5-25$, y > 25 cm) usando un test de la Chi-cuadrado.

Para examinar la relación entre la selección de rocas y las temperaturas del sustrato se capturaron 12 ejemplares de *B. cinereus* en el área de estudio. Los animales se mantuvieron en la estación de "El Ventorrillo" en un terrario (150 x 70 x 40 cm) con tierra del área de estudio, proporcionándoles diariamente invertebrados y humedad. En la superficie se dispusieron dos piedras equidistantes, de unos 25 cm de longitud pero con dos grosores diferentes (10 y 20 cm). Se colocaron modelos huecos de cobre a una profundidad de 2 cm bajo cada piedra y bajo el suelo abierto cercano a cada piedra. Durante los meses de Mayo y Junio de 1991, las piedras fueron levantadas tres veces por día, seleccionadas

al azar. Se anotó la presencia de ejemplares bajo las rocas y se midieron las temperaturas operativas ambientales de cada modelo de cobre.

Disponibilidad de invertebrados

Para estimar la disponibilidad de invertebrados en el área de estudio, se recogieron muestras de suelo en diez puntos al azar situados en la zona de hojarasca formada debajo de los enebros, un microhábitat que es seleccionado por *B. cinereus* (ver capítulo 1). En cada punto se examinó un área de 1 m², donde se recogieron 10 muestras de suelo (alrededor de 1000 cc/muestra) excavando a diferentes profundidades (cada 5 cm desde la superficie hasta 50 cm de profundidad). Las muestras de suelo se mantuvieron frescas hasta ser transportadas al laboratorio.

Los invertebrados mayores se extrajeron de las muestras de suelo con pinzas y se conservaron en alcohol de 76 %. Más tarde, cada muestra de suelo se colocó en un embudo Berlese y estuvo expuesta al calor de una bombilla de 100-W, colocada a una distancia de 10 cm, durante siete días. Todos los invertebrados extraídos con una talla mayor de 1 mm (la presa de talla más pequeña para *B. cinereus*) se recogieron en alcohol de 76 % (Edward y Fletcher 1971). El volumen de las presas fue estimado por aproximación al volumen de un cuerpo geométrico apropiado (Griffiths 1986).

Análisis de los datos

Se utilizaron análisis de varianza (ANOVA) para evaluar diferencias entre medias, test de la t de Student para la comparación entre pares de medias y para determinar si las pendientes de las rectas de regresión eran significativamente diferentes entre sí. La correlación de Pearson se utilizó para evaluar los niveles de correlación, y el test de Student-Newman-Keuls para las comparaciones múltiples a posteriori entre las medias (Sokal y Rohlf 1981). Se utilizaron correlaciones parciales para eliminar los efectos de la T_a sobre la T_c y viceversa, y se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para excluir los efectos de la covariación de las temperaturas del aire y del sustrato (Calvo 1982).

Se usaron análisis de la varianza (ANOVA) bifactoriales de medidas repetidas para determinar la variación de las temperaturas seleccionadas y los movimientos en el tiempo. Las diferencias en abundancia y volumen de invertebrados entre diferentes profundidades se evaluaron mediante ANOVA unifactoriales. La diversidad de invertebrados en cada profundidad se estimó utilizando el índice de diversidad de Shannon ($H' = -\sum p_i \ln p_i$) (Magurran 1988). Se consideró un α igual a 0.05 como criterio para la significación estadística.

RESULTADOS

Temperaturas corporales en el campo

Se midieron 102 temperaturas corporales de individuos encontrados bajo piedras entre Mayo y Agosto. Las temperaturas oscilaron entre 13.1 °C y 29.3 °C (\bar{x} = 22.5, SD = 3.4). Las temperaturas del sustrato asociadas variaron entre 12.2 °C y 29.8 °C (\bar{x} = 21.3, SD = 3.4), mientras que las temperaturas del aire variaron entre 11.2 °C y 31.9 °C (\bar{x} = 21.1, SD = 3.6). Las correlaciones entre Tc y Ts (r = 0.95, P < 0.001) y entre Tc y Ta (r = 0.79, P < 0.001) fueron altamente significativas (Fig. 2.1). Las correlaciones parciales entre Tc y Ts (r = 0.87) y entre Tc y Ta (r = 0.33) indican que las temperaturas del sustrato tienen una mayor influencia sobre las temperaturas cloacales (P < 0.001, en un test para los coeficientes de correlación) que las temperaturas del aire. La pendiente de la recta de regresión de Tc sobre Ts (b = 0.9) no difiere significativamente de uno (t = 1.29, P > 0.05).

Las diferencias entre Tc y Ts variaron de -1.6 °C a +4.6 °C, aunque como media la Tc estaba 1.2 °C por encima de Ts (SD = 1.1, t = 11.02, P < 0.001 en un test de la t para una desviación de 0 °C). Aproximadamente el noventa por ciento (87.2 %) de las temperaturas cloacales medidas tenían entre 0 y 3 °C más que las temperaturas del sustrato, y sólo siete temperaturas cloacales (6.8 %) fueron menores que las Ts

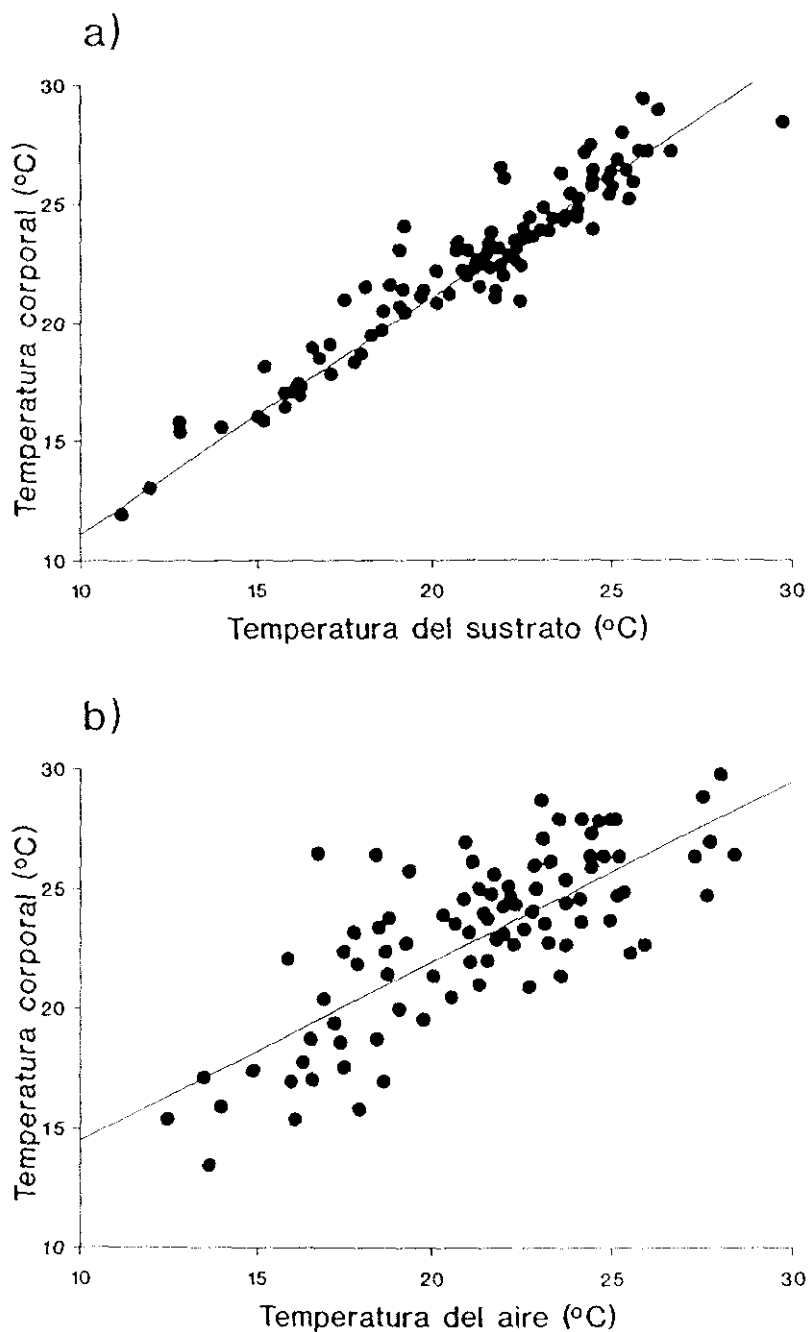


FIGURA 2.1 - A) Relación entre la temperatura corporal (T_c) y la temperatura del sustrato (T_s). B) Relación entre la temperatura corporal (T_c) y la temperatura del aire (T_a). Se representa en cada caso la recta de regresión entre las temperaturas corporales y las ambientales.

Biología térmica

correspondientes. No se encontró una correlación significativa entre T_c y la diferencia entre T_c y T_s ($r = -0.13$, 101 g.l., $P > 0.05$). Tampoco estaban correlacionadas significativamente la longitud cabeza-cloaca y la diferencia entre T_c y T_s ($r = 0.19$, $P > 0.05$).

La longitud cabeza-cloaca de los individuos medidos osciló entre 88 y 192 mm ($\bar{x} = 152$ mm, $SD = 24$ mm). Para comprobar si la temperatura corporal variaba con la talla, se distinguieron dos clases de tamaño. Un grupo de pequeña talla ($\bar{x} = 104$ mm, $SD = 8$ mm, rango = 88-114 mm, $N = 15$) y otro grupo de talla mayor ($\bar{x} = 160$ mm, $SD = 10$ mm, rango = 138-192 mm, $N = 87$). Las temperaturas corporales no difirieron significativamente entre los dos grupos ($t = 0.98$, $P > 0.05$).

Variación horaria y estacional

La figura 2.2 muestra el porcentaje de individuos observados, corregido para el esfuerzo de búsqueda, en los intervalos horarios. La presencia máxima de individuos fue a media mañana (el 43 % de las observaciones se hicieron entre las 9 y las 11 horas), y a media tarde (el 21 % de las observaciones se realizaron entre las 13 y 16 horas). Así pues, *B. cinereus* muestra un patrón de actividad bimodal entre los meses de Mayo y Agosto.

La Tabla 2.1 muestra la variación de las T_c y T_s a lo largo del día. Tanto la T_c ($F_{11,91} = 4.13$, $P < 0.001$) como la T_s ($F_{11,91} = 4.49$, $P < 0.001$) variaron significativamente a

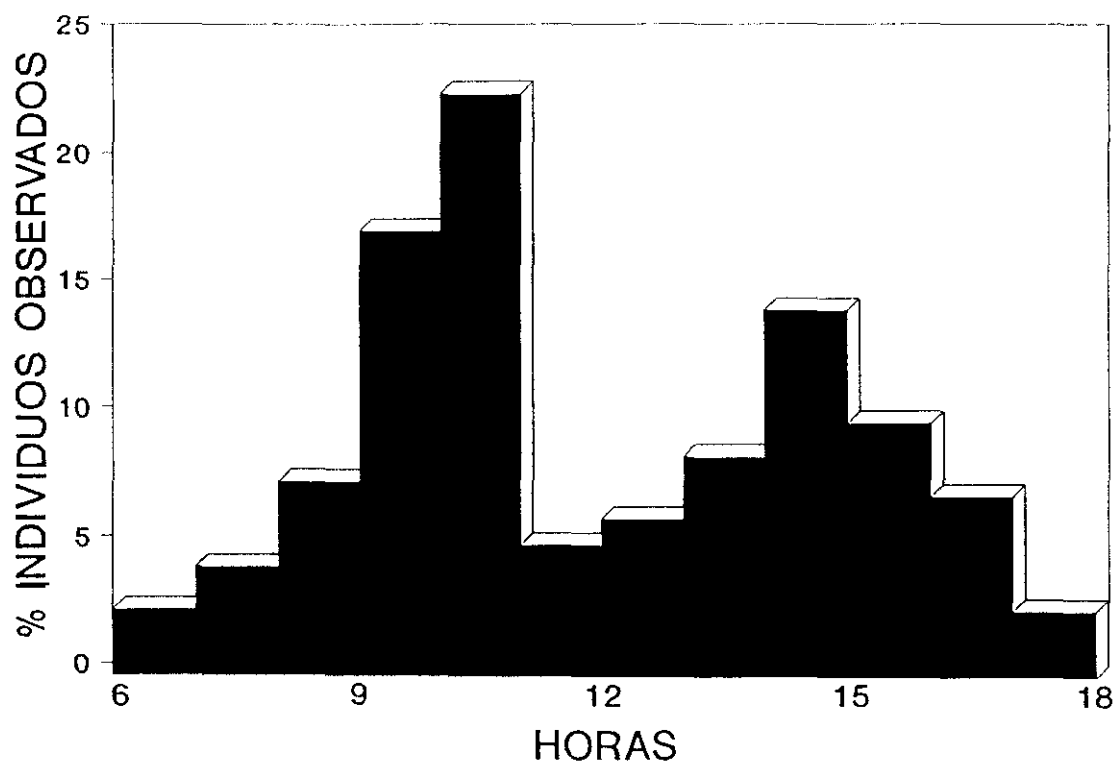


FIGURA 2.2 - Porcentaje de individuos encontrados bajo piedras para cada periodo horario entre las 6-18 h (corregido para el esfuerzo de búsqueda).

TABLA 2.1 - Medias de la temperatura corporal (Tc) y de la temperatura del sustrato (Ts) para cada periodo horario. Se indican la media, el error standard y el tamaño de muestra.

		TC	TS
HORA	N	$\bar{x} \pm SE$	$\bar{x} \pm SE$
<hr/>			
07-08	4	22.3 \pm 0.7	21.9 \pm 1.0
08-09	5	22.6 \pm 0.7	21.3 \pm 1.4
09-10	22	19.6 \pm 0.8	18.2 \pm 0.8
10-11	30	22.1 \pm 0.6	20.7 \pm 0.6
11-12	5	23.3 \pm 0.8	21.6 \pm 1.1
12-13	6	24.8 \pm 0.8	22.7 \pm 0.8
13-14	6	24.5 \pm 0.7	23.3 \pm 0.7
14-15	11	24.6 \pm 0.7	23.7 \pm 0.5
15-16	7	25.2 \pm 0.8	23.9 \pm 0.5
16-17	4	24.6 \pm 0.9	23.3 \pm 1.1

lo largo del día. Cuando se excluyó el efecto de T_s , la T_c también varió significativamente (ANCOVA, $F_{11,91} = 2.11$, $P < 0.05$).

Cuando se agruparon las observaciones en dos periodos de tiempo (6-12 y de 12-18 horas), la media de T_c entre las 6-12 ($\bar{x} = 21.4$ °C, $SD = 3.5$, rango = 13.1-28.9 °C, $N = 67$) fue significativamente más baja ($t = 6.20$, 100 g.l., $P < 0.001$) que entre las 12-18 horas ($\bar{x} = 24.7$ °C, $SD = 1.9$, rango = 20.9-29.3 °C, $N = 35$). Sin embargo, si el efecto de T_s es excluido, la T_c no difiere significativamente entre los dos periodos (ANCOVA, $F_{1,99} = 0.52$, $P > 0.05$). La correlación entre T_c y T_s es significativa entre 6-12 horas ($r = 0.96$, $P < 0.001$) y entre 12-18 ($r = 0.77$, $P < 0.001$). Las pendientes de las rectas de regresión de T_c sobre T_s entre las 6-12 horas ($b = 0.95$) y entre las 12-18 horas ($b = 0.90$) no son significativamente diferentes ($t = 0.65$, 98 g.l., $P > 0.05$).

Las temperaturas corporales no difirieron significativamente entre meses ($F_{3,98} = 0.88$, $P > 0.05$), ni tampoco lo hicieron las temperaturas del sustrato ($F_{3,98} = 1.36$, $P > 0.05$). Sin embargo, sí variaron significativamente las temperaturas del aire ($F_{3,98} = 6.44$, $P < 0.001$, Fig. 2.3). Las temperaturas cloacales medidas entre las 6-12 horas difirieron significativamente entre meses ($F_{3,68} = 6.03$, $P < 0.01$). También lo hicieron las T_c medidas entre las 12-18 horas ($F_{3,68} = 5.11$, $P < 0.05$). Las temperaturas corporales medias de la mañana y de la tarde difirieron significativamente en Mayo ($P < 0.001$ en el tes de Student-

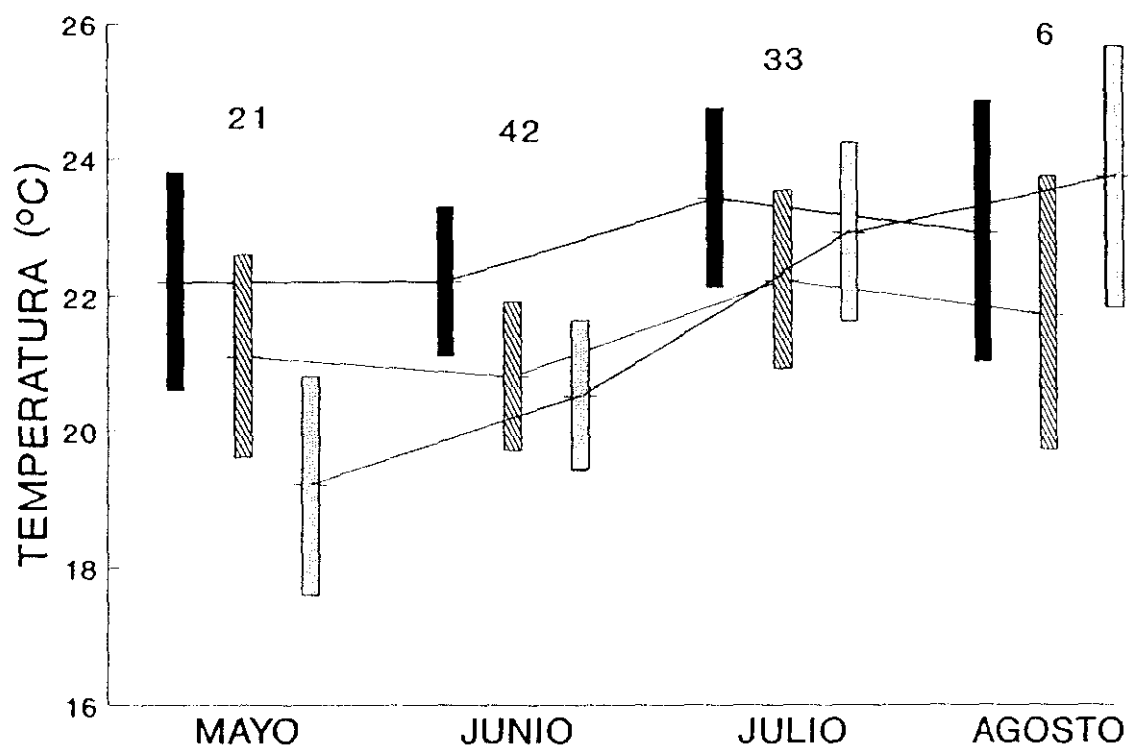


FIGURA 2.3 - Variación mensual de la temperatura cloacal (rectángulos negros), de la temperatura del sustrato (rectángulos rayados) y de la temperatura del aire (rectángulos punteados). Se indican la media, y los límites de confianza del 95 % (rectángulo), así como el tamaño de muestra en cada caso.

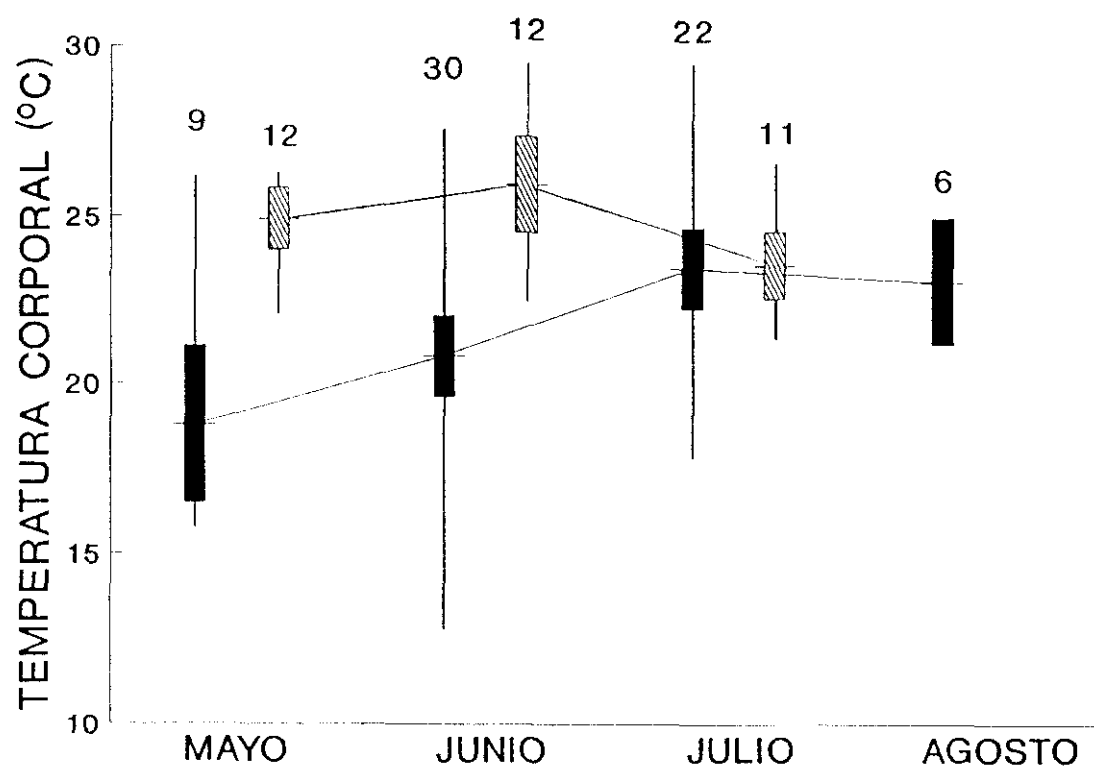


FIGURA 2.4 - Variación mensual de las temperaturas corporales medidas entre las 6-12 h (rectángulos negros) y entre las 12-18 h (rectángulos rayados). Se indica el rango, la media, el límite de confianza del 95 % y el tamaño de muestra en cada caso.

Biología térmica

Newman-Keuls) y en Junio ($P < 0.001$), pero no en Julio ($P > 0.05$). En Agosto sólo se encontraron unos pocos individuos (5 % del total) por la mañana temprano (entre las 7-9 horas), con unas T_c muy altas ($\bar{x} = 22.8$ °C, $SD = 1.8$, rango = 20.5-24.8 °C) y cuando las T_s eran muy altas también ($\bar{x} = 21.6$ °C, $SD = 1.4$, Fig. 2.4).

Para estudiar la relación entre la desaparición de individuos bajo las piedras en Agosto y las temperaturas, se midieron las temperaturas del sustrato bajo piedras donde en otras ocasiones se habían encontrado anfisbenios. Entre las 9-11 horas las temperaturas del sustrato medidas oscilaron entre 24.1 °C y 33.4 °C ($\bar{x} = 27.4$ °C, $SD = 2.4$, $N = 40$), y fueron significativamente más altas ($t = 9.61$, 77 g.l., $P < 0.001$) que las temperaturas del sustrato en Julio y Agosto cuando sí se encontraron anfisbenios ($\bar{x} = 22.1$ °C, $SD = 2.5$, $N = 39$).

Temperaturas seleccionadas del sustrato y actividad

Las medias de las temperaturas del sustrato seleccionadas por cada individuo variaron entre 17.8 y 23.6 °C ($\bar{x} \pm SE = 20.7 \pm 0.5$ °C, $N = 15$), así que de acuerdo con el modelo de regresión entre la temperatura corporal y la del sustrato, la media de la temperatura corporal seleccionada sería 21.9 °C. No hubo variación significativa entre horas ($F = 0.61$, 11,155 g.l., $P = 0.82$) (Fig. 2.5a).

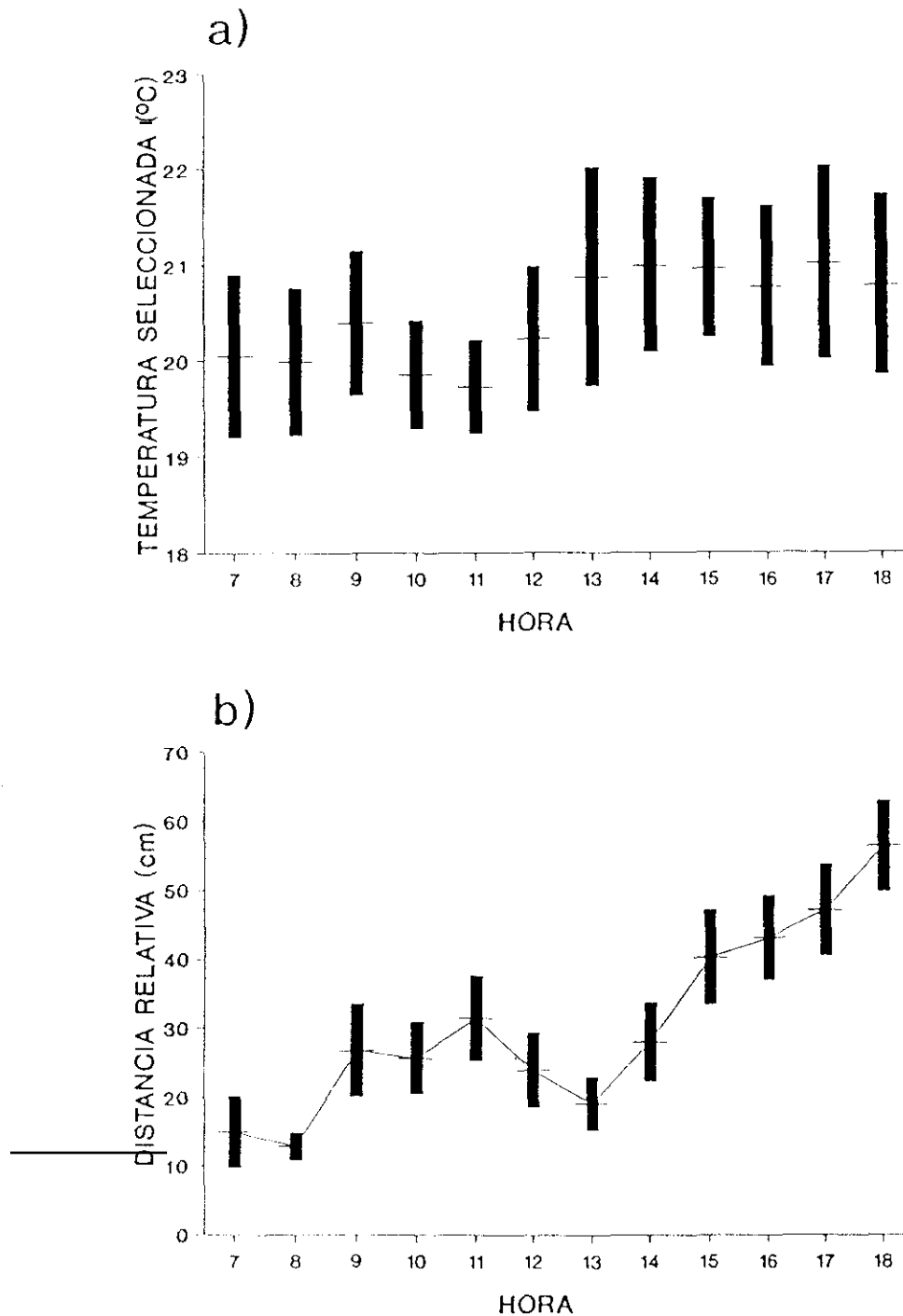


FIGURA 2.5 - A) Temperaturas del sustrato seleccionadas por *B. cinereus* en cada periodo horario ($\bar{x} \pm 1$ SE) dentro de un gradiente térmico. B) Distancia relativa ($\bar{x} \pm 1$ SE) recorrida por *B. cinereus* en el gradiente.

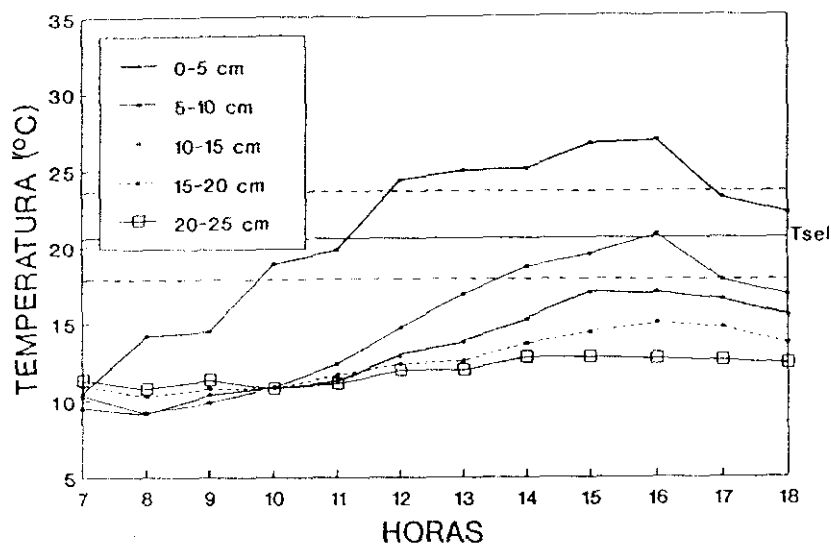
La media de los movimientos relativos de *B. cinereus* fue significativamente diferente entre horas ($F = 2.71$, 11,155 g.l., $P < 0.02$, Fig. 2.5b). Esta variación parece estar relacionada con el incremento en movimientos notado por la tarde.

Temperaturas operativas ambientales

Las temperaturas operativas del suelo mostraron un claro ciclo diario (Fig. 2.6), estando las más bajas por la mañana temprano y las más elevadas entre 15-16 horas. Las temperaturas del suelo expuesto al sol (Fig. 2.6a) fueron más variables que las del suelo a la sombra (Fig. 2.6b), especialmente en las capas superficiales. Por ejemplo, las temperaturas en la superficie del suelo al sol variaron una media de 16.4°C (entre 10.5 y 26.9°C), mientras que las de la superficie a la sombra variaron sólo 10.8°C (7.5 a 18.3°C). Sin embargo, las temperaturas a 20-25 cm de profundidad fueron sólo ligeramente superiores al sol que a la sombra, y ambas oscilaron sólo alrededor de 2°C a lo largo del día. Las temperaturas superficiales por la mañana temprano fueron más bajas que en las capas más profundas.

Un anfisbenio que se moviera entre la superficie y 10 cm de profundidad en el suelo al sol, sería capaz de encontrar temperaturas del sustrato dentro del rango seleccionado durante ocho horas continuas (1000-1800 h) (Fig. 2.6a). En contraste, un anfisbenio en las capas más profundas, tanto

a) SUELO AL SOL



b) SUELO A LA SOMBRA

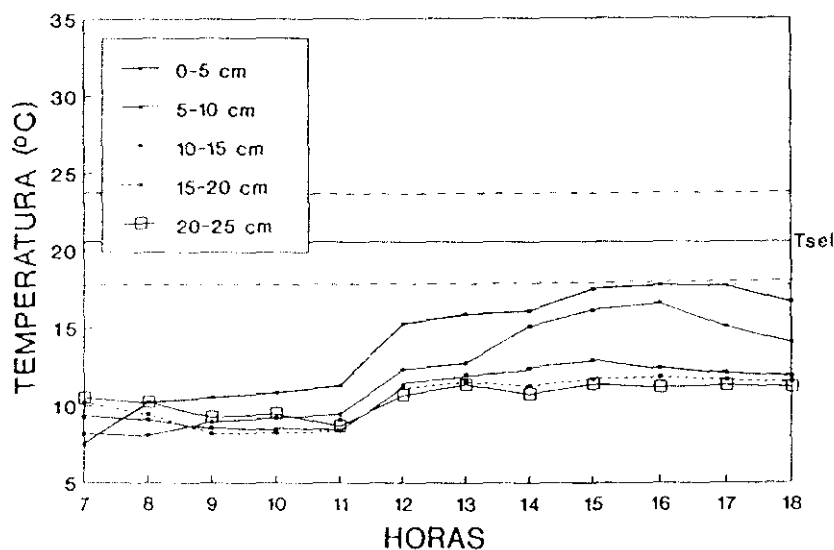


FIGURA 2.6 - A) Ciclo de las temperaturas operativas en el suelo expuesto al sol a diferentes profundidades en el área de estudio. B) Ciclo de temperaturas operativas en el suelo a la sombra a diferentes profundidades en el área de estudio. La línea continua horizontal representa la temperatura media seleccionada en el gradiente (Tsel) y las líneas discontinuas el rango de temperaturas seleccionadas.

Biología térmica

como en sitios a la sombra (Fig. 2.6b), no podría encontrar sustratos con su temperatura seleccionada a ninguna hora del día.

Las temperaturas del sustrato bajo piedras también mostraron un claro ciclo diario (Fig. 2.7), siendo menores por la mañana temprano y más altas entre las 14 y 16 horas. Se encontró una relación directa entre el grosor de la piedra y la temperatura, siendo más alta la temperatura bajo piedras más delgadas a cualquier hora. Las temperaturas oscilaron en un rango ligeramente mayor debajo de las rocas delgadas (14.4 °C de máxima diferencia) que debajo de las rocas más gruesas (las > 30 cm, oscilaron 12.2 °C).

Debajo de las rocas delgadas fue donde a primera hora por la mañana se alcanzó el rango de temperaturas seleccionado. Sin embargo, menos de una hora después debajo de estas rocas se midieron temperaturas excesivamente elevadas. En contraste, las temperaturas bajo las rocas de un grosor intermedio, estuvieron dos horas dentro del rango de temperaturas seleccionado a mitad de la mañana. Las temperaturas bajo piedras mayores de 30 cm de espesor estuvieron dentro del rango de temperaturas seleccionado durante cinco horas, pero sólo tarde por la mañana y durante la tarde.

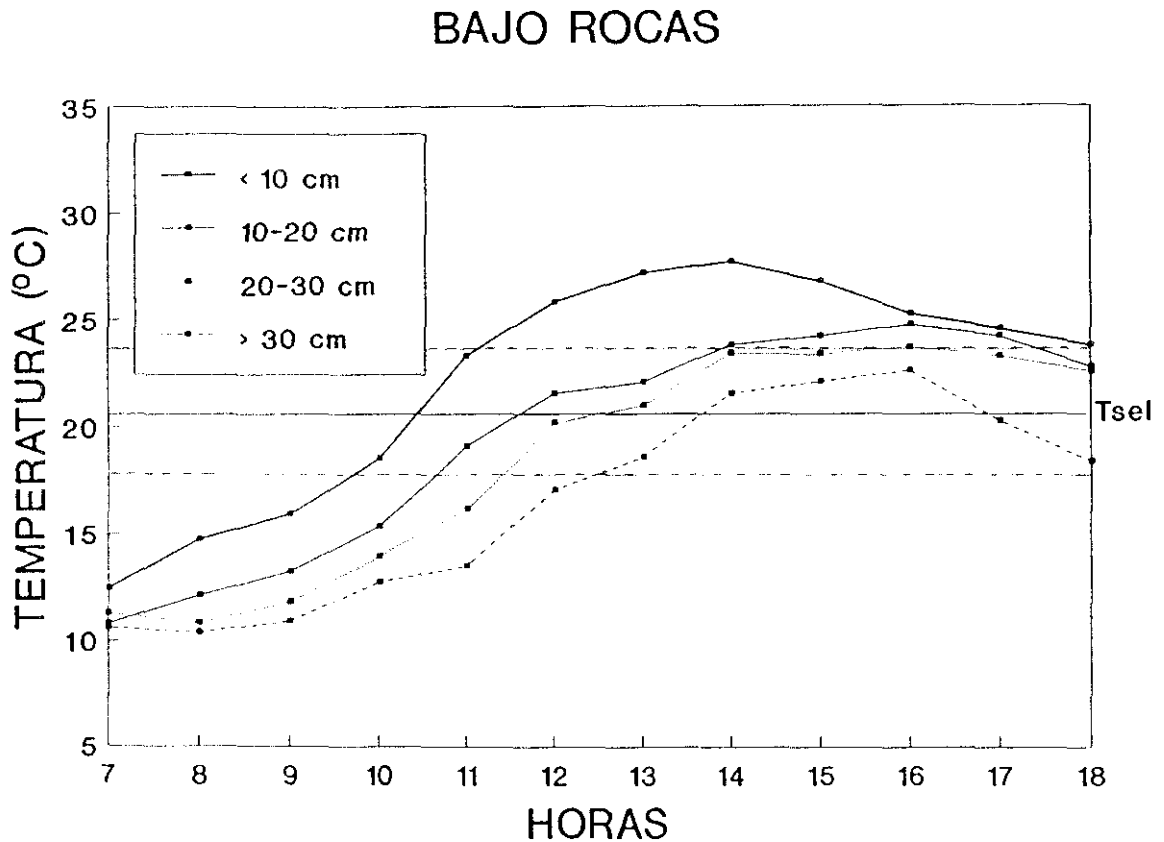


FIGURA 2.7 - Ciclo de temperaturas operativas bajo rocas de diferentes grosores expuestas al sol en el área de estudio. La línea continua horizontal representa la temperatura media seleccionada en el gradiente (Tsel) y las líneas discontinuas el rango de temperaturas seleccionadas.

TABLA 2.2 - Selección de rocas por *B. cinereus* durante el día en el área de estudio. Las rocas están divididas en tres categorías de tamaño (N = tamaño de muestra).

		Grosor de las rocas (cm)		
		<hr/>		
	N	<5	5-25	>25
<hr/>				
Seleccionadas	21	23.8	76.2	0.0
Disponibles	270	43.0	46.3	10.7

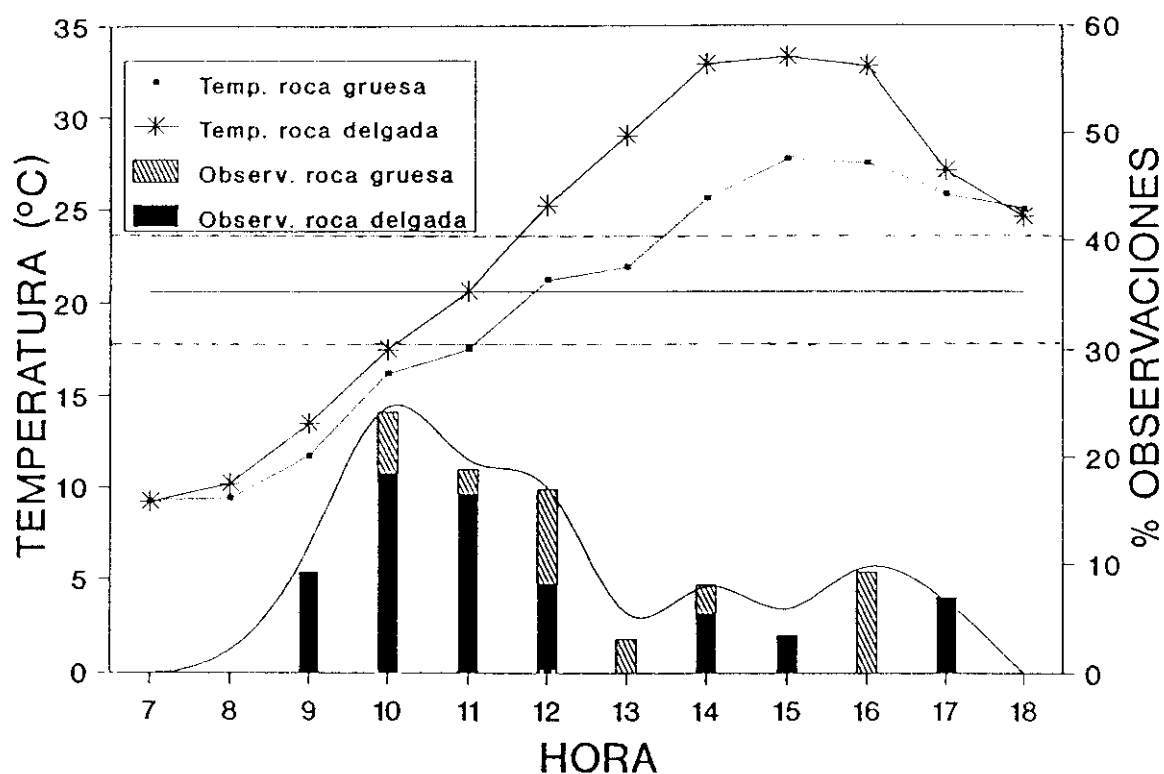


FIGURA 2.8 - Ciclos de temperaturas operativas bajo la roca gruesa (20 cm) y la roca delgada (10 cm) expuestas al sol en el terrario, y porcentaje de individuos encontrados bajo cada una de estas piedras durante los experimentos de selección de rocas. La curva de observaciones se ajustó a ojo. La línea continua horizontal representa la temperatura media seleccionada en el gradiente (T_{sel}) y las líneas discontinuas el rango de temperaturas seleccionadas.

Selección de rocas

Blanus cinereus fue encontrado en el campo bajo piedras con tamaños significativamente diferentes de los disponibles ($\chi^2 = 14.96$, 1 g.l., $P < 0.0001$) (Tabla 2.2), seleccionando rocas con una talla intermedia (5-25 cm) y evitando las rocas muy delgadas (< 5 cm) y las muy gruesas (> 25 cm).

Los anfisbenios mostraron un patrón bimodal de uso de rocas en el terrario. Se les encontró frecuentemente bajo rocas durante la mañana y en menor número durante la tarde (Fig. 2.8). Los ejemplares fueron encontrados usualmente bajo piedras cuando la temperatura de la piedra estaba dentro del rango de temperaturas seleccionado. Los individuos utilizaron las piedras diferencialmente durante el día ($\chi^2 = 24.87$, 3 g.l., $P < 0.0001$), usando principalmente las rocas delgadas más durante la mañana (7-12 h: $\chi^2 = 99.51$, $P < 0.0001$), pero ambos tipos de rocas durante la tarde (13-18 h: $\chi^2 = 0.17$, $P = 0.68$).

Las temperaturas de los modelos colocados bajo las piedras en el terrario no variaron significativamente ($F = 0.41$, 1,24 g.l., $P = 0.53$) cuando los individuos fueron encontrados bajo la roca delgada (25.0 ± 1.2 °C) o bajo la roca más gruesa (26.4 ± 1.5 °C). Sin embargo, las temperaturas de los modelos enterrados en el suelo expuesto al sol cuando los anfisbenios fueron encontrados en la roca gruesa (28.6 ± 1.4 °C) fueron significativamente más altas (F

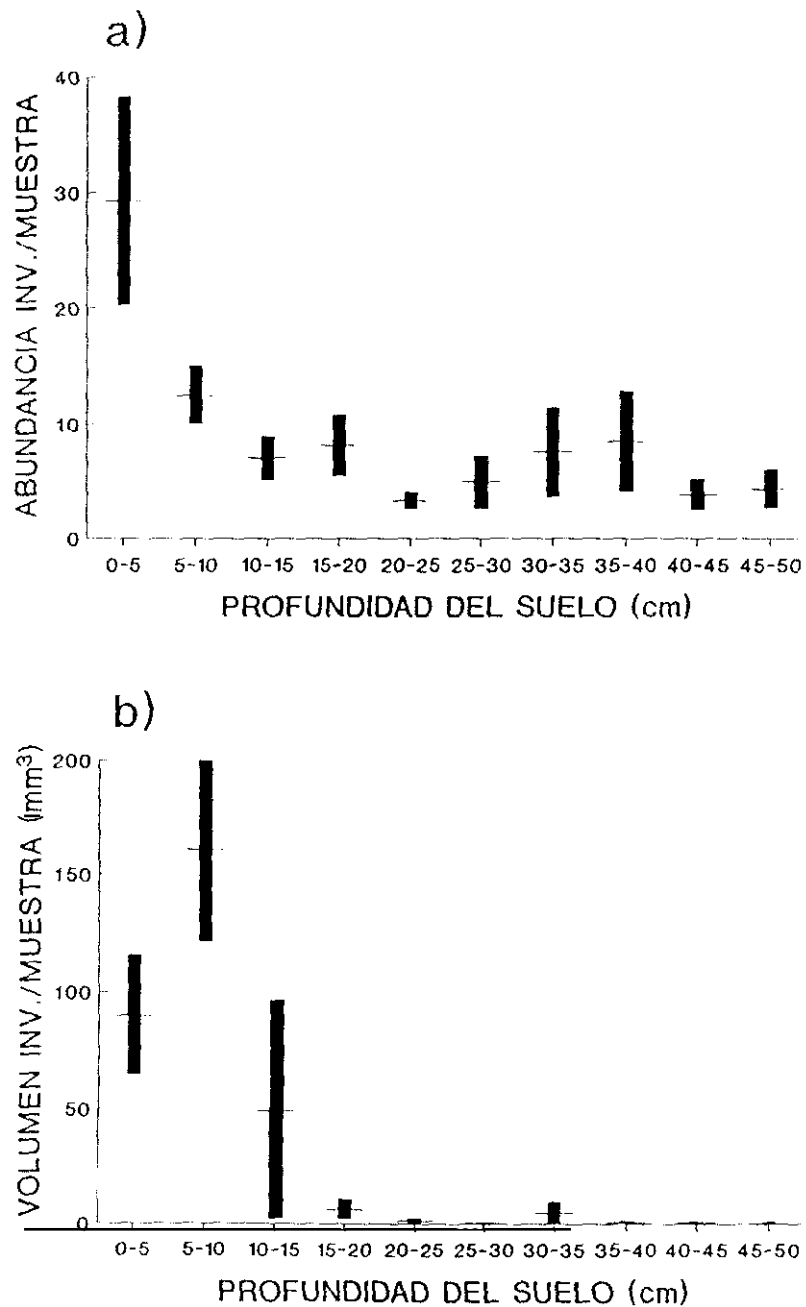


FIGURA 2.9 - A) Abundancia de invertebrados ($\bar{x} \pm 1$ SE) recogidos en los embudos Berlese de las muestras de suelo tomadas a diferentes profundidades en el área de estudio. B) Volumen de invertebrados ($\bar{x} \pm 1$ SE) en cada muestra de suelo del área de estudio a diferentes profundidades.

TABLA 2.3 - Abundancia total de invertebrados (> 1 mm) en las muestras de suelo ($N = 100$) del sitio de estudio recogidos en los embudos Berlese. Se indican el número total (N), la media (± 1 SE) del número de organismos por muestra, y la media del volumen (mm^3) (± 1 SE) de cada tipo de invertebrado. Las frecuencias se refieren al número de muestras que contenían un taxón determinado.

	N	Abundancia	Volumen	Frecuencia
Diplura	27	0.27 ± 0.09	0.24 ± 0.03	13
Protura	1	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.00	1
Collembola	158	1.58 ± 0.82	0.07 ± 0.01	20
Coleoptera	17	0.17 ± 0.05	0.27 ± 0.10	14
Hymenoptera:				
Formicidae	126	1.26 ± 0.73	1.73 ± 0.64	18
Otros	15	0.15 ± 0.01	0.11 ± 0.02	6
Otros Insectos	10	0.10 ± 0.04	10.51 ± 6.93	5
Larvas:				
Diptera	74	0.74 ± 0.26	5.00 ± 3.46	25
Coleoptera	21	0.21 ± 0.06	46.42 ± 27.55	15
Lepidoptera	2	0.02 ± 0.01	9.42 ± 4.72	2
Ninfas	1	0.01 ± 0.01	513.13 ± 0.00	1
Araneae	5	0.05 ± 0.02	0.16 ± 0.05	5
Myriapoda:				
Chilopoda	17	0.17 ± 0.06	0.26 ± 0.07	14
Diplopoda	5	0.05 ± 0.02	20.68 ± 16.93	5
Nematoda	395	3.95 ± 0.63	0.09 ± 0.01	69
Enchitreida	13	0.13 ± 0.05	3.29 ± 1.40	8
Oligochaeta	3	0.03 ± 0.02	245.93 ± 128.05	3
Total	890	8.90 ± 1.36	3.55 ± 1.12	89

Biología térmica

TABLA 2.4 - Frecuencia de invertebrados (> 1 mm) encontrados en las muestras de los embudos Berlese según diferentes profundidades basada en 20 muestras de suelo de cada profundidad. H' es la diversidad taxonómica de invertebrados por cada clase de profundidad.

	Profundidad (cm)				
	0-10	10-20	20-30	30-40	40-50
Diplura	17	1	2	2	4
Protura	0	0	0	0	1
Collembola	143	3	2	5	5
Coleoptera	12	0	0	2	3
Hymenoptera:					
Formicidae	89	28	8	0	1
Otros	14	2	0	0	0
Other insectos	8	0	0	0	0
Larvas:					
Diptera	8	25	10	25	6
Coleoptera	16	0	2	3	0
Lepidoptera	1	0	0	0	1
Ninfas	1	0	0	0	0
Araneae	2	1	1	1	0
Myriapoda:					
Chilopoda	6	2	4	4	3
Diplopoda	4	0	0	1	0
Nematoda	86	85	51	115	57
Enchitreida	8	2	2	1	0
Oligochaeta	2	1	0	0	0
Total	417	150	82	159	81
H'	1.91	1.28	1.34	1.01	1.17

Biología térmica

= 5.98, 1,24 g.l., $P = 0.02$) que cuando fueron encontrados en la roca delgada (24.7 ± 0.9 °C).

Disponibilidad de invertebrados

Se capturaron un total de 890 invertebrados > 1 mm de las muestras de suelo. La abundancia ($F = 4.08$, 9,90 g.l., $P < 0.001$) (Fig. 2.9a) y el volumen total de invertebrados por muestra ($F = 3.29$, 9,90 g.l., $P < 0.002$) (Fig. 2.9b) difirieron significativamente entre distintas profundidades. Los invertebrados fueron más abundantes y voluminosos en las capas superficiales. Los nematodos fueron los invertebrados macroscópicos más comunes, seguidos de los colémbolos, hormigas y larvas de insectos (Tabla 2.3). Estos cuatro grupos juntos sumaron el 87.2 % del total (Tabla 2.3). La mayoría de los grupos taxonómicos fueron más abundantes en las capas superficiales, decreciendo o incluso desapareciendo hacia las capas más profundas. La diversidad taxonómica también decreció con la profundidad (Tabla 2.4).

DISCUSION

Temperaturas corporales en el campo

Las temperaturas corporales de *B. cinereus* muestran una fuerte correlación con las temperaturas ambientales. Como se

Biología térmica

podía esperar en una especie de hábitos subterráneos, las temperaturas corporales están muy correlacionadas con las del sustrato, y *B. cinereus* parece presentar un cierto grado de termoconformismo (Gil et al. 1993, Huey y Slatkin 1976). Una situación similar es encontrada en los anfisbenios del género *Bipes* (Papenfuss 1982). La ausencia de correlación entre la diferencia entre las temperaturas corporal y la del sustrato ($T_c - T_s$) en *B. cinereus* y la temperatura del sustrato (T_s) también sugiere un grado de termoconformismo (Huey y Pianka 1977).

El relativamente bajo rango de temperaturas medido en *B. cinereus* es similar a los medidos en otros reptiles fosoriales tigmotermos, como *Leptotyphlops dulcis* (Clark 1967), *Anniella pulchra* (Brattstrom 1965, Bury y Balgooyen 1976) y *Anguis fragilis* (Gregory 1980, Spellerberg 1976). Por el contrario, *Ophisaurus apodus*, un ánguido con un comportamiento más heliotérmico, mantiene su temperatura corporal independientemente de la del sustrato (Meek 1986). Otra especie mediterránea de anfisbenio *Trogonophis wiegmanni*, muestra una temperatura corporal media en el laboratorio similar a la medida por nosotros en el campo en *B. cinereus* (Gatten y McClung 1981). Las especies subtropicales de *Bipes* tienen temperaturas corporales en el campo más elevadas que las de *B. cinereus* (Papenfuss 1982), aunque quizá sea porque también las temperaturas de aquellos sustratos son más elevadas.

En un gradiente térmico en laboratorio, *T. wiegmanni* muestra un patrón bimodal de selección de temperaturas durante el día (Gatten y McClung 1981). Aunque las temperaturas corporales de *B. cinereus* difieren de la mañana a la tarde, puede ser que esta diferencia sea sólo un reflejo de la covariación entre las temperaturas corporales y las del sustrato; así, en los meses más cálidos las diferencias entre las temperaturas corporales de la mañana y la tarde se hacen más pequeñas.

Blanus cinereus es un reptil tigmotermo típico que obtiene el calor necesario por contacto directo con el suelo, y, aprovechando el calor almacenado bajo las rocas en las que se encuentra. Las rocas a menudo tienen temperaturas más altas que el suelo que las rodea. Una inercia térmica de este tipo ha sido sugerida como importante en la termorregulación de *Chalcides bedriagai* (López Jurado et al. 1978) y *Eumeces obsoletus* (Hall 1977). Ambos reptiles seleccionan refugios debajo de las piedras para calentarse. Además del beneficio térmico, debajo de las piedras la humedad es elevada y los invertebrados que viven allí son una posible fuente de alimento para los anfisbenios, al tiempo que disminuye el riesgo de predación (Gans 1974, sin embargo, ver capítulo 3).

Las observaciones de *B. cinereus* bajo piedras durante el día fueron bimodales. Por la mañana temprano se encontraron muchos individuos torpes e inactivos. Según avanzaba el día y el suelo se calentaba, los individuos tenían una temperatura más alta y mostraban un reflejo de escape similar al descrito

para *B. mettetalli* (Bons y Saint Girons 1963), escapando rápidamente por sus túneles cuando se levantaban las piedras. A mediodía, cuando las temperaturas ambientales eran elevadas, pocos ejemplares fueron observados (ver también Gil et al. 1993). A estas horas las temperaturas bajo las piedras eran elevadas, mientras que las temperaturas en el suelo de alrededor eran más favorables, permitiendo a los individuos moverse hacia otros lugares. Según progresaba la tarde, los individuos retornaban a la superficie bajo las piedras, aunque en menor número que por la mañana.

Cuando los meses empiezan a ser más calurosos *B. cinereus* alcanza altas temperaturas más pronto y muestra el reflejo de escape antes. En Agosto se observaron pocos anfisbenios. Los individuos encontrados presentaban una temperatura corporal realmente elevada ya por la mañana temprano y la temperaturas del sustrato también eran elevadas. A otras horas del día las temperaturas debajo de las piedras eran muy elevadas, quizá cerca de la temperatura crítica máxima para esta especie, con lo que la actividad sólo sería posible en el suelo a mayor profundidad. En Marruecos, *B. mettetalli* desaparece en Junio (Bons y Saint Girons 1963) cuando el suelo está seco. La falta de humedad en el suelo es otro posible factor que puede contribuir a la ausencia de individuos en la superficie, ya que en la estación seca los suelos están muy compactados (Guerra 1968) haciendo difícil la excavación para los animales que viven

bajo el suelo. Situaciones similares se encuentran en las serpientes de la Familia de los Uropéltidos (Gans 1976).

Los ritmos de actividad diaria bajo las piedras sugieren que aunque *B. cinereus* muestra un cierto grado de termoconformismo, también presenta un comportamiento termorregulador, tendiendo a mantener su temperatura corporal óptima tanto como sea posible mediante movimientos dentro del sustrato. Posiblemente otros anfisbenios tengan comportamientos similares, que contribuyen a paliar las limitaciones del hábitat subterráneo.

Temperaturas seleccionadas y actividad

Los patrones de actividad diaria de los organismos ectotermos están relacionados con los ciclos diarios y estacionales en las temperaturas ambientales. Muchos ectotermos son capaces de alcanzar una cierta independencia de la variación térmica temporal seleccionando los microclimas apropiados (Adolph 1990, Christian et al. 1983). En contraste, algunos ectotermos que viven en ambientes térmicos restringidos muestran temperaturas corporales bajas o altamente variables. Sin embargo, son capaces de compensarlo de varias maneras (Avery 1982, Huey 1982). Por ejemplo, las tortugas de agua dulce salen a tierra a solearse (Schwarzkopf y Brooks 1985); y muchos ectotermos nocturnos separan actividad y termorregulación, restringiendo la

actividad a las primeras horas del atardecer y soleándose durante el día (Avery 1982, Dial 1978).

Muchos reptiles epigeos son capaces de responder a las variaciones espaciales y temporales del ambiente térmico y así mantener sus temperaturas corporales dentro de un rango relativamente estrecho de temperaturas mediante cambios comportamentales como la modificación en la frecuencia de soleamientos, periodos de actividad, y uso de microhábitats (Adolph 1990, Grant y Dunham 1988, Huey 1974, 1982, Waldschmidt y Tracy 1983). Sin embargo, estos cambios comportamentales pueden ser demasiados costosos en términos de tiempo y energía gastada (Huey y Slatkin 1976), y entonces los reptiles pueden alterar sus temperaturas corporales preferidas (Christian et al. 1983, Withers y Campbell 1985) o incluso llegar a ser termoconformistas (Hertz 1981, Hertz y Huey 1981).

La relativa baja temperatura corporal seleccionada que caracteriza a los reptiles fosoriales (Avery 1982) puede ser una adaptación convergente al medio subterráneo. Los ciclos diarios tanto como los ciclos estacionales de temperaturas del suelo podrían limitar la temperatura corporal preferida de un ectotermo fosorial. En áreas templadas, si las temperaturas corporales seleccionadas son altas, el ciclo anual de actividad de un ectotermo puede quedar restringido al verano, y el ciclo diario restringido a las horas más calurosas. Por ejemplo, en el área de estudio, un ectotermo que seleccionara temperaturas entre 21 y 26° C podría estar

Biología térmica

activo sólo entre las 12 y las 16 horas a 0-5 cm de profundidad. Además, el alcanzar y mantener la temperatura corporal puede ser energéticamente costoso. Así, la selección de bajas temperaturas les hace capaces de maximizar el periodo de actividad durante el cual pueden mantener una temperatura corporal constante (Christian et al. 1983). En áreas templadas, la selección de temperaturas más bajas que las seleccionadas por *B. cinereus* podría no ser fisiológicamente favorable para un reptil. Por otra parte, debería permanecer una elevada proporción de su tiempo de actividad a profundidades con escasa disponibilidad de presas y donde es difícil la excavación.

Bajo condiciones de laboratorio *B. cinereus* mostró unos patrones de actividad y de termorregulación similares a las de otros reptiles fosoriales (Andrews y Kenney 1990, Bennett y John-Alder 1986, Gatten y McClung 1981, Papenfuss 1982). En el campo este cambio diario de temperaturas preferidas incluiría movimientos verticales desde las capas frías por debajo de la superficie a las capas más calientes cercanas a la superficie. Por la mañana temprano, cuando las temperaturas son frías, los anfisbenios no podrían estar muy activos (ver apartado de temperaturas corporales), pero, cuando las temperaturas del sustrato se incrementan los individuos serían capaces de incrementar sus temperaturas corporales moviéndose cerca de la superficie y bajo las rocas (Papenfuss 1982). Las temperaturas del suelo a 0-5 cm de profundidad durante la mañana permanecen dentro del rango de

Biología térmica

temperaturas preferidas de los anfisbenios sólo entre las 10 y las 12 horas. Por la tarde, pueden moverse activamente entre los 0-10 cm de profundidad sin ningún coste de termorregulación. Durante la noche, la actividad de *B. cinereus* puede probablemente llegar a estar limitada debido a la disminución de las temperaturas ambientales. No se ha examinado la probabilidad de actividad nocturna en *B. cinereus*. Sin embargo, los datos sugieren que la actividad nocturna en primavera es poco probable, aunque el aumento de las temperaturas del suelo durante las tardes de verano, podría permitir la actividad temprano por la noche.

Selección de rocas

Los datos obtenidos (Tabla 2.2, Fig. 2.8) muestran que los anfisbenios realmente seleccionan rocas de diferente tamaño a diferentes horas del día, y que esta elección tiene importantes consecuencias termorreguladoras. Esto puede ser ventajoso para ectotermos que permanecen bajo rocas durante largos periodos, ya que así pueden mantener fácilmente su temperatura preferida con bajos costes energéticos (Huey et al. 1989). Los anfisbenios, sin embargo, parecen permanecer bajo las rocas sólo el tiempo necesario para alcanzar sus temperaturas preferidas, y luego se mueven a otros lugares en el suelo. Obtienen el calor de las piedras para incrementar sus temperaturas corporales, y así no necesitan estar expuestos al sol sobre la superficie, minimizando el riesgo

Biología térmica

de predación. El patrón observado de presencia bajo piedras en el campo (ver apartado de temperaturas corporales) y en el terrario (Fig. 2.8), sugiere que las rocas son utilizadas por los individuos para calentarse al principio de su periodo de actividad, pero también intermitentemente durante el resto del día probablemente para recuperar su temperatura corporal después de haber permanecido en microhábitats térmicamente desfavorables. El sistema de túneles permanentes que hemos observado bajo las rocas podría permitir un rápido acceso y salida de los lugares para calentarse situados bajo estas rocas.

Las propiedades térmicas de las rocas dependen de su grosor y de su exposición al sol (Huey et al. 1989). Los anfisbenios evitan las rocas más delgadas, porque bajo estas pueden sufrir estrés térmico al mediodía (Fig. 2.7). Los resultados sugieren que los anfisbenios son capaces de obtener su temperatura preferida seleccionando activamente durante el día el grosor de las rocas que utilizan. Durante el verano, probablemente los anfisbenios seleccionarán rocas más gruesas, o alternativamente, usarán las rocas menos frecuentemente. En realidad, se observan raramente individuos bajo las rocas en verano (ver apartado de temperaturas corporales).

Riesgo de predación

La utilización de las capas superficiales del sustrato durante el día puede provocar riesgos de predación para los anfisbenios. La dieta de la serpiente fosorial *Macroprotodon cucullatus* consiste principalmente en *B. cinereus*. El comportamiento de búsqueda de alimento de esta serpiente es desconocido, aunque es probable que pueda capturar a los anfisbenios bajo las rocas o en los túneles. Algunos predadores de la superficie pueden capturar anfisbenios durante las horas del sol. El meloncillo (*Herpestes ichneumon*), que tiene su máxima actividad de búsqueda de alimento entre las 6 y las 18 horas (Palomares y Delibes 1991), puede ser un importante predador diurno. Este predador también cava para encontrar presas y *B. cinereus* se encuentra a menudo en su dieta (Delibes et al. 1984). El jabalí (*Sus scrofa*) cava grandes extensiones de terreno buscando comida a menos de 10 cm de profundidad. En su dieta omnívora también están incluidos algunos vertebrados como *B. cinereus* (Garzón et al. 1984). Sin embargo, su ciclo diario de búsqueda de alimento tiene un pico de actividad en la tarde y al anochecer, disminuyendo durante la noche, y es mínimo durante el día (Braza et al. 1984). Así, un anfisbenio debería pasar su periodo de inactividad en capas profundas del sustrato para evitar el riesgo de predación por los jabalíes. Algunos anfisbenios han sido observados ocasionalmente sobre la superficie (Busack 1978), aunque la razón para este

Biología térmica

comportamiento permanece desconocida. Los órganos sensoriales de los anfisbenios están adaptados al medio subterráneo, haciendo que sea probablemente muy difícil la detección de los potenciales predadores en la superficie. Esto podría explicar el por qué *B. cinereus* es presa ocasional de seis especies de aves diurnas (Martín y López 1990).

Búsqueda del alimento

Los suelos desnudos y secos, con un amplio gradiente de temperaturas y una escasa capa de humus, presentan una escasa diversidad y abundancia de invertebrados. Una mayor abundancia y diversidad de invertebrados están asociadas con la abundancia de hojarasca, riqueza en materia orgánica, una relativa humedad constante y un estrecho gradiente de temperaturas (Cepeda y Whitford 1989 a, b, Crawford 1988). La fauna del suelo en las áreas mediterráneas está estratificada verticalmente (Di Castri 1973). También, en el área de estudio la mayor abundancia y diversidad de la mesofauna está localizada en las capas más superficiales (ver tabla 2.4), probablemente por el escaso grosor de la capa de humus.

Las comunidades de macrofauna del suelo están caracterizadas por una baja diversidad, y por la dominancia de algunos grupos animales. Como en otros ecosistemas mediterráneos (Di Castri 1973; Di Castri y Vitali Di Castri 1981), las hormigas y las larvas de insectos predominan en el suelo en el área de estudio.

Durante la primavera *B. cinereus* es un predador oportunista y se alimenta principalmente de hormigas y larvas de insectos (ver capítulo 3). El modo de búsqueda de alimento de los anfisbenios era desconocido, pero los resultados obtenidos en laboratorio y los patrones de selección de dieta (ver capítulo 3) sugieren que *B. cinereus* es un buscador activo. La búsqueda de alimento debe implicar para los anfisbenios costes asociados a la construcción de túneles (Kamel y Gatten 1983). Cuando la profundidad aumenta, el tamaño de las partículas y la compactación del terreno es mayor y la construcción de túneles y los costes de energía asociados son mayores.

También, las temperaturas del sustrato decrecen rápidamente con la profundidad durante el día. La temperatura afecta a los procesos fisiológicos, ya que su eficiencia es máxima dentro del rango de temperaturas preferidas (Huey 1982). La adquisición y el mantenimiento de una temperatura corporal óptima están maximizadas cuando los costos son bajos y permiten incrementar el tiempo disponible para la búsqueda de alimento, velocidad de movimiento, distancia total de búsqueda de alimento y eficacia de búsqueda (Avery et al. 1982). Las temperaturas corporales de un anfisbenio pueden decrecer si se mueve hacia microhábitats con bajas temperaturas en el sustrato. También la resistencia y la capacidad aeróbica pueden decrecer cuando las temperaturas decrecen (Bennett 1980), y así, la capacidad para construir túneles puede verse afectada. El gran desarrollo del oído en

los anfisbenios (Gans 1974, Gans y Wever 1975) sugiere que este sentido puede ser importante en la detección de presas (Hetherington 1989), pero el oído, y por tanto la eficacia en la detección de presas puede decrecer a bajas temperaturas (Werner 1972). Aunque la precisión auditiva no varía dentro de un alto rango de temperaturas corporales (Gans 1974, Gans y Wever 1975), estos autores no han tenido en cuenta el bajo rango de temperaturas preferido por esta especie.

Durante la primavera coinciden los microhábitats térmicamente favorables en los cuales cavar es fácil, con la mayor abundancia y diversidad de presas potenciales y seleccionadas. Permaneciendo entre 0 y 10 cm, *B. cinereus* es capaz de moverse entre suelos cálidos sin costes adicionales de termorregulación (Huey y Slatkin 1976). Las observaciones en cautividad indican que la reproducción ocurre en primavera (González de la Vega 1988). Ya que la disponibilidad de invertebrados es relativamente alta en primavera, *B. cinereus* podría invertir una alta proporción de su periodo de actividad en interacciones sociales y reproducción.

Capítulo 3

ECOLOGIA TROFICA

Capítulo 3.

ECOLOGIA TROFICA

I. SELECCION DE ALIMENTO

INTRODUCCION

El conocimiento sobre la dieta de reptiles subterráneos es muy incompleto, y se conoce poco acerca de su comportamiento alimenticio. Se sabe sin embargo, que existen tanto depredadores especialistas como generalistas y que ambos se encuentran en simpatria (Henle 1989, Smith 1982). Muchos reptiles epigeos son depredadores oportunistas que se alimentan de presas dentro de un amplio rango de tamaños y categorías taxonómicas. Sólo unas pocas especies han desarrollado restricciones alimenticias (Pianka 1973). Se ha propuesto que las adaptaciones morfológicas a la vida subterránea podrían restringir el tamaño de las presas que pueden ser capturadas (Andrews et al. 1987), y que las especies menos modificadas tenderían a tener una dieta más generalista, similar a la de los reptiles generalistas epigeos.

La selección de alimento en los reptiles epigeos ha sido investigada utilizando varios métodos, como la selección experimental de alimento o la comparación de la dieta con el alimento disponible en el medio (por ej. Lewis 1989, Stamps et al. 1981). En los *Squamata* fosoriales los contenidos

estomacales no han sido comparados con el alimento disponible, y así el grado de selección de las presas por estos reptiles es desconocido.

La dieta de *Blanus cinereus* ha sido descrita utilizando contenidos estomacales de individuos procedentes de un área geográfica muy amplia o combinando datos de diferentes épocas del año o de varios años (Escarré y Vericad 1981, Gil et al. 1993, Mellado et al. 1975, Valverde 1967). En el presente capítulo se examina la relación entre la disponibilidad de invertebrados macroscópicos del suelo y la dieta de *B. cinereus*, así como la correlación entre el tamaño de las presas y la talla de los anfisbenios (López et al. 1991).

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

El trabajo de campo se realizó en Mayo de 1989 en un área de bosque mediterráneo cerca de Torrelodones (Madrid), a una altitud aproximada de 950 metros. Predominan los suelos arenosos, del tipo tierra parda meridional, junto con numerosos bloques de granito, rocas y piedras (Guerra 1968). La vegetación arbórea está constituida por encinas (*Quercus rotundifolia*) y enebros (*Juniperus oxycedrus*), junto con matorrales de *Cistus ladanifer*, *Lavandula stoechas* y *Thymus mastichina*, y pastizales (Rivas-Martínez et al. 1987, pero ver capítulo 2).

Dieta de los anfibios

Los ejemplares de *B. cinereus* se encontraron levantando piedras e inmediatamente fueron sacrificados, fijados con formol al 10 % y conservados en alcohol de 70 %. Se midió la longitud cabeza-cloaca (LCC) de cada ejemplar con una regla. La longitud de la cabeza (desde la punta del hocico hasta la parte anterior del primer anillo del cuerpo), la máxima anchura de la cabeza y la anchura de la boca (entre las comisuras) se midieron con un calibre con una precisión de 0.1 mm.

Se examinaron los contenidos estomacales y se identificaron las presas hasta el nivel de orden (excepto la Fam. *Formicidae* y los miriápodos). Para dar una idea de la contribución relativa en biomasa de cada tipo de presa, se midieron la longitud, anchura y altura de cada tipo de presa que apareció intacta o poco alterada mediante una cámara clara. Las presas fueron asignadas a clases de 5 mm de longitud. El volumen fue estimado por aproximación al de un cuerpo geométrico apropiado (Griffiths 1986). A las presas que estaban muy descompuestas se les asignó el volumen medio estimado para esa categoría taxonómica y esa talla.

Disponibilidad de invertebrados

Para estimar la disponibilidad de invertebrados en el área de estudio, se recogieron muestras de hojarasca, humus y tierra (alrededor de 1000 cc/muestra) cavando a una profundidad de 20 cm. Las muestras fueron tomadas debajo de cada piedra donde se encontraron uno ($N = 30$), dos ($N = 2$) o tres ($N = 3$) *B. cinereus* inmediatamente después de su captura. Durante ese periodo de tiempo y con el mismo método se recogieron muestras de suelo bajo piedras elegidas al azar ($N = 39$) y muestras al azar en el suelo sin cubrir por piedras ($N = 36$). Las muestras se mantenían frescas en la sombra hasta que se transportaban al laboratorio al final del día.

Los invertebrados de mayor tamaño se extrajeron de las muestras con pinzas y se conservaron en alcohol de 76 %. Para extraer los invertebrados mas pequeños cada muestra de suelo se colocó en un embudo Berlese, expuesto a una bombilla de 100 W situada a una distancia de 10 cm, durante 7 días. Los invertebrados eran recogidos en botes con alcohol de 76 %, siguiendo las técnicas usuales de los estudios entomológicos (Edward y Fletcher 1971, Vannier 1975). Aunque no existe un método exhaustivo para recoger todos los invertebrados del suelo, esta técnica proporciona una buena aproximación a la composición de cada muestra. Los invertebrados recogidos fueron identificados y medidos siguiendo la misma técnica utilizada para las presas encontradas en el estómago. Sólo

los invertebrados > 1 mm se incluyeron en los análisis, ya que todas las presas encontradas en los estómagos excedieron esta talla.

Análisis de los datos

La diversidad de presas en la dieta y en cada muestra de suelo, para las categorías taxonómicas identificadas, fue calculada mediante el índice de Shannon-Weaver:

$$H = -\sum p_i \ln p_i$$

Los valores de diversidad media para cada muestra y para cada tipo de muestra (bajo roca, suelo sin cubrir) se compararon mediante tests de la t (Magurran 1988).

Para conocer si existía selección por un tipo de presa, se utilizó el índice de electividad de Ivlev (Ivlev 1961) considerando sólo las presas animales. Se comprobó la significación de las electividades mediante tests de la χ^2 para el número de cada tipo de presa en los estómagos frente al número de todos los otros tipos de presas en los estómagos, comparándolo con los datos de disponibilidad en el hábitat (restringidos a los grupos realmente consumidos). Estos tests son sólo aproximados ya que se asume la independencia entre individuos, y de las presas dentro de cada individuo. Las distribuciones de tamaños de los invertebrados se compararon mediante tests de la χ^2 y el test

de similitud entre porcentajes. Para analizar la relación entre los tamaños de *B. cinereus* y sus presas se aplicó el análisis de correlación de Pearson, previamente las medidas se transformaron logarítmicamente para asegurar la normalidad. Para comparar la abundancia relativa de invertebrados bajo las rocas y en suelo desnudo se utilizó el test de la *t* de Student. Para comparar las medias de los volúmenes de cada tipo de presa en los estómagos y en las muestras de suelo se empleó el test de la *U* de Mann-Whitney. Un análisis de la función discriminante (DFA) de los datos transformados por el método de la raíz cuadrada se utilizó para comparar la composición taxonómica de los distintos tipos de muestras (Sokal y Rohlf 1981).

RESULTADOS

Disponibilidad de invertebrados

Se recogieron un total de 2500 invertebrados mayores de 1 mm de las muestras de suelo ($\bar{x} \pm SE = 22.7 \pm 3.0$, invertebrados por muestra). La composición taxonómica de los invertebrados en las muestras de suelo bajo rocas donde se encontraron *B. cinereus* y en las muestra bajo rocas al azar no difirió significativamente ($\chi^2 = 29.88$, 21 g.l., $0.05 < P < 0.10$). Así, las muestras recogidas bajo piedras se juntaron para los análisis estadísticos subsiguientes.

Ecología trófica

En las muestras recogidas bajo las piedras se encontró una media de 26.5 invertebrados por muestra (SD = 34.3), mientras que en las muestras recogidas en suelo sin cubrir se encontró una media de 15.4 invertebrados por muestra (SD = 23.3). Estas abundancias relativas no difirieron significativamente ($t = 1.80$, 108 g.l., $0.05 < P < 0.10$).

Las hormigas fueron los invertebrados macroscópicos más comunes en las muestras, seguidos de los nematodos y las larvas de insectos. Estos tres grupos sumaban el 76.1 % del total de presas. Los solífugos, gasterópodos y oligoquetos fueron los grupos menos comunes (Tabla 3.1.1). Varios grupos de invertebrados (pseudoescorpiones, solífugos, isópodos y gasterópodos) aparecieron sólo en las muestras recogidas bajo piedras. La diversidad taxonómica media de invertebrados en las muestras recogidas bajo piedras ($H' = 1.01$, SE = 0.06) fue significativamente mayor ($t = 3.03$, 108 g.l., $P < 0.01$) que la de las muestras recogidas en suelo desnudo ($H' = 0.68$, SE = 0.08). Sin embargo, el análisis de la función discriminante no reveló diferencias significativas en la composición taxonómica de estos dos tipos de microhábitats ($\chi^2 = 25.07$, 21 g.l., $P > 0.10$).

Dieta de los anfisbenios

De los 43 estómagos de *B. cinereus* examinados, 9 estaban vacíos. El número de presas por estómago osciló entre 1 y 9 ($\bar{x} \pm SE = 3.3 \pm 0.3$). Las larvas de insectos fueron el tipo

TABLA 3.1.1 - Abundancia total de invertebrados (> 1 mm) en las muestras de suelo de los embudos Berlese, según 110 muestras recogidas en el área de estudio. Se indican el número total, el número medio de organismos por muestra y el error standard. Las frecuencias se refieren a la proporción de muestras que contienen un organismo determinado.

	Abundancia	$\bar{x} \pm SE$	Frecuencia
Dipluros	51	0.46 ± 0.12	0.25
Proturos	27	0.24 ± 0.16	0.08
Colémbolos	111	1.01 ± 0.41	0.11
Coleópteros	46	0.42 ± 0.06	0.32
Formícidos	1274	11.58 ± 2.79	0.53
Otros Himenópteros	9	0.08 ± 0.02	0.04
Otros insectos	49	0.44 ± 0.13	0.21
Larvas:	286	2.60 ± 0.53	0.65
Dípteros	136	1.24 ± 0.37	0.32
Coleópteros	107	0.97 ± 0.19	0.45
Lepidópteros	31	0.28 ± 0.10	0.12
Ninfas	100	0.91 ± 0.20	0.27
Arañas	21	0.19 ± 0.05	0.16
Acaros	5	0.04 ± 0.01	0.02
Miriápodos:	91	0.83 ± 0.13	0.43
Diplópodos	38	0.34 ± 0.08	0.20
Quilópodos	53	0.46 ± 0.08	0.29
Pseudoescorpiones	23	0.21 ± 0.09	0.11
Solífugos	1	0.01 ± 0.01	0.01
Isópodos	5	0.04 ± 0.02	0.04
Nematodos	342	3.11 ± 0.74	0.32
Enquitreidos	52	0.47 ± 0.14	0.11
Oligoquetos	4	0.04 ± 0.02	0.04
Gasterópodos	3	0.03 ± 0.01	0.03
Total	2500	22.73 ± 3.00	

Ecología trófica

TABLA 3.1.2 - Composición de la dieta de *B. cinereus* en el área de estudio, según las muestras obtenidas de 34 estómagos. Se indican el número de presas, la proporción de presas con respecto al total en todas las muestras y la proporción del volumen de las mismas con respecto al volumen total en todas las muestras. La frecuencia se refiere al porcentaje de estómagos que contenían un particular tipo de presa.

	N	% Número	% Volumen	% Frecuencia
Larvas:				
Dípteros	17	14.91	37.05	35.29
Coleópteros	10	8.77	6.09	23.53
Lepidópteros	6	5.26	5.03	8.82
Sin identificar	12	10.53	17.81	32.30
Formícidos	37	32.46	1.87	41.18
Coleópteros	6	5.26	4.78	17.65
Ninfas:				
Ortópteros	3	2.63	4.23	2.94
Hemípteros	2	1.75	0.03	2.94
Oligoquetos	4	3.51	13.45	11.76
Quilópodos	4	3.51	0.50	11.76
Isópodos	2	1.75	0.78	5.88
Otros Himenópteros	1	0.88	0.97	2.94
Arañas	1	0.88	0.87	2.94
Pseudoescorpiones	1	0.88	0.87	2.94
Hongos	6	5.26	4.93	17.65
Frutos	1	0.88	0.87	2.94
Sin identificar	1	0.88	0.87	2.94
Total	114	100	100	

Ecología trófica

de presa más importante tanto en número como en volumen relativo, seguidas por las hormigas en importancia numérica. Aunque las hormigas sólo representaron el 2 % del volumen total, aparecieron en los estómagos con una frecuencia alta. Otros tipos de presas numéricamente importantes fueron los coleópteros, las ninfas de insectos, los quilópodos y los oligoquetos. De ellos, sólo los oligoquetos fueron importantes volumétricamente (14 %). Se encontraron hongos llenando completamente los estómagos de 6 individuos, y se encontró un fruto de *Juniperus oxycedrus* que probablemente fue ingerido accidentalmente (Tabla 3.1.2). Se encontraron pequeñas cantidades de arena en todos los estómagos. La diversidad del número de presas fue algo mayor ($H' = 2.24$), considerando su proporción numérica, que la diversidad del volumen de las presas ($H' = 2.00$).

La tabla 3.1.3 presenta los datos de la talla y de las características de las presas de *B. cinereus*. Se realizaron separadamente análisis para machos, hembras y los dos sexos conjuntos. Las correlaciones entre el número de presas, talla media de las presas, volumen medio y máximo de las presas por estómago y la LCC, longitud de la cabeza, anchura de la cabeza, y anchura de la boca de los anfisbenios no fueron significativas ($P > 0.05$).

No todos los tipos de presas fueron consumidos en igual proporción a su abundancia en el medio. Las larvas de insectos fueron seleccionadas positivamente mientras que las hormigas lo fueron negativamente. Otros tipos de presas se

Ecología trófica

TABLA 3.1.3 - Media de los valores ($1 \pm SE$) y rango de la variación de los caracteres morfológicos de *B. cinereus* y de las características de las presas (* = Media de las medias de todos los items dentro de un estómago).

Variables	Machos (N = 15)	Hembras (N = 19)	Juntos (N = 34)
ANFISBENIOS			
<i>Longitud cabeza-cloaca</i>			
$\bar{x} \pm SE$	163 \pm 8	154 \pm 6	158 \pm 5
Rango	(69-192)	(102-184)	(69-192)
<i>Longitud de la cabeza (mm)</i>			
$\bar{x} \pm SE$	7.3 \pm 0.2	6.8 \pm 0.2	7.0 \pm 0.1
Rango	(5.1-8.5)	(5.2-7.8)	(5.1-8.5)
<i>Anchura de la cabeza (mm)</i>			
$\bar{x} \pm SE$	5.3 \pm 0.2	5.0 \pm 0.1	5.1 \pm 0.1
Rango	(3.4-6.3)	(3.7-5.6)	(3.4-6.3)
<i>Anchura de la boca (mm)</i>			
$\bar{x} \pm SE$	4.0 \pm 0.2	3.5 \pm 0.1	3.7 \pm 0.1
Rango	(2.3-4.8)	(2.2-4.2)	(2.2-4.8)
PRESAS			
<i>nº presas/ estómago</i>			
$\bar{x} \pm SE$	2.6 \pm 0.5	3.9 \pm 0.5	3.3 \pm 0.3
Rango	(1-7)	(1-7)	(1-7)
<i>Talla media de las presas (mm)*</i>			
$\bar{x} \pm SE$	8.6 \pm 1.9	6.4 \pm 0.9	7.3 \pm 1.0
Rango	(1.5-29.3)	(1.4-19.6)	(1.4-29.3)
<i>Volumen medio de las presas (mm³)*</i>			
$\bar{x} \pm SE$	43.7 \pm 14.2	27.8 \pm 6.6	34.6 \pm 7.1
Rango	(0.7-207.3)	(0.3-100.2)	(0.3-207.3)
<i>Volumen máximo de las presas (mm³)*</i>			
$\bar{x} \pm SE$	71.1 \pm 20.6	55.9 \pm 17.0	62.3 \pm 12.9
Rango	(0.7-251.3)	(0.5-312.4)	(0.5-312.4)

TABLA 3.1.4 - Electividad de la dieta de *B. cinereus* para las presas mayoritarias en el área de estudio. Los grupos mayoritarios fueron determinados incluyendo aquellos necesarios para contabilizar el 90% de la dieta. Se indican los tests de χ^2 para ver la significación de la electividades. La abundancia de las presas en el hábitat está basada en los invertebrados recogidos en 110 muestras colocadas en los embudos Berlese. La abundancia de los invertebrados en la dieta está basada en el contenido de 34 estómagos (el material vegetal ha sido excluido de los análisis).

	% Hábitat	% Dieta	Electividad	χ^2	P
Larvas:	11.4	42.4	+0.31	54.0	<0.001
Dípteros	5.4	16.0	+0.10	10.6	<0.001
Coleópteros	4.3	9.4	+0.05	2.3	>0.05
Lepidópteros	1.2	5.7	+0.04	9.4	<0.001
Formícidos	51.0	34.9	-0.16	58.9	<0.001
Coleópteros	1.8	5.7	+0.04	4.0	<0.05
Ninfas	4.0	4.7	+0.01	0.1	>0.05
Oligoquetos	0.2	3.8	+0.03	57.6	<0.001
Quilópodos	2.1	3.8	+0.02	0.3	>0.05

consumieron en proporciones similares a su abundancia en el suelo (Tabla 3.1.4).

Se encontraron catorce especies de hormigas pertenecientes a 9 géneros distintos en las muestras de suelo. Sin embargo, en la dieta de *B. cinereus* sólo aparecieron 3 géneros, representados por una especie cada uno (*Pheidolle pallidula*, *Tetramorium semilaeve*, y *Aphaenogaster dulcinea*) (Tabla 3.1.5). Considerando la disponibilidad en el medio de estos tres géneros (13.38 % de todos los invertebrados), se observa que hay una selección positiva ya que el consumo excede a su abundancia (índice de electividad = + 0.215). Cuando todas las hormigas se clasificaron en clases de tamaño de 3 mm, no se observaron diferencias significativas en las frecuencias de aparición en el suelo y en los estómagos ($\chi^2 = 1.64$, 1 g.l., $P > 0.05$).

La frecuencia de las distintas clases de tamaño de los invertebrados recogidos en las muestras de suelo bajo piedras y en suelo desnudo no difirió significativamente ($\chi^2 = 0.81$, 3 g.l., $P > 0.05$). La longitud de los invertebrados encontrados en los estómagos osciló entre 1.4 y 29.3 mm ($\bar{x} \pm SE = 7.3 \pm 1.0$ mm). Las frecuencias de las clases de tamaño de invertebrados disponibles en el suelo (juntando todas las muestras de suelo) y de las encontradas en la dieta difirieron significativamente ($\chi^2 = 294.9$, 3 g.l., $P < 0.001$). Las presas de la clase de tamaño 1-5 mm fueron consumidas menos de lo esperado ($t = 7.88$, 2392 g.l., $P < 0.001$, en un test de la t para similitud entre porcentajes),

Ecología trófica

TABLA 3.1.5 - Proporción de géneros de hormigas en las muestras de los embudos Berlese recogidos en las muestras de suelo del área de estudio y encontrados en la dieta de *B. cinereus*.

	Proporción hábitat <i>N</i> = 1274	Proporción dieta <i>N</i> = 37
<hr/>		
<i>Plagiolepis</i>	40.81	---
<i>Tetramorium</i>	16.46	29.03
<i>Diplorhoptum</i>	11.98	---
<i>Taminoma</i>	10.53	---
<i>Crematogaster</i>	9.82	---
<i>Pheidole</i>	9.44	45.16
<i>Camponotus</i>	0.48	---
<i>Aphaenogaster</i>	0.36	25.81
<i>Lasius</i>	0.12	---
<hr/>		
Total	100	100

TABLA 3.1.6 - Comparación de la talla entre los invertebrados disponibles en las muestras de tierra de los embudos Berlese y las presas consumidas por *B. cinereus* en el área de estudio. Se indican los números totales de los invertebrados medidos y sus porcentajes (en paréntesis).

Longitud (mm)	Hábitat	Dieta
1-5	2339 (93.56)	55 (51.40)
5-10	103 (4.12)	34 (31.78)
10-15	33 (1.32)	10 (9.34)
> 15	25 (1.00)	8 (7.48)
Total	2500 (100)	107 (100)

TABLA 3.1.7 - Comparación de los volúmenes medios (mm^3) de los invertebrados de las muestras de los embudos Berlese y de los encontrados en los estómagos de *B. cinereus*. Se indican el tamaño de muestra, la media y el error standar. Un asterisco denota una diferencia significativa ($P < 0.05$ en el test de la *U* de Mann-Whitney).

	Hábitat		Dieta		<i>P</i>
	<i>N</i>	$\bar{x} \pm \text{SE}$	<i>N</i>	$\bar{x} \pm \text{SE}$	
Larvas:	286	3.1 ± 0.9	45	45.7 ± 9.1	*
Dípteros	136	1.9 ± 0.6	17	67.9 ± 12.7	*
Coleópteros	107	5.7 ± 2.4	10	18.9 ± 5.6	*
Lepidópteros	31	0.1 ± 0.1	6	26.1 ± 25.0	*
Formícidos	1274	1.8 ± 0.1	37	1.6 ± 0.2	NS
Coleópteros	46	10.2 ± 3.9	6	27.8 ± 8.0	*
Ninfas	100	0.4 ± 0.1	5	26.6 ± 10.6	*
Oligoquetos	4	118.1 ± 14.7	4	104.8 ± 17.3	NS
Quilópodos	53	7.1 ± 3.3	4	3.9 ± 0.8	*

mientras que las presas de la clase de talla 5-10 mm se consumieron en una proporción mayor que su disponibilidad en el medio ($t = 3.83$, 135 g.l., $P < 0.001$). Las diferencias no fueron significativas para las otras clases de tamaño ($P > 0.05$ en todos los casos) (Tabla 3.1.6).

El volumen medio de los invertebrados encontrados en la dieta de *B. cinereus* fue de 27.9 mm^3 (SE = 4.6), aunque hubo mucha variación (rango = 0.1-312.4 mm^3) según el tipo de presa. Comparando el volumen medio de cada tipo de presa en la dieta con el volumen medio de las presas encontradas en el suelo, las larvas de insectos fueron mayores que las esperadas según su disponibilidad en el medio, así como las ninfas y los coleópteros. Los miriápodos consumidos fueron de menor volumen que los del suelo, mientras que las hormigas fueron similares en volumen a las que se encontraron en el suelo (Tabla 3.1.7).

DISCUSION

La composición de invertebrados en las muestras de suelo es similar a las encontradas en otros ecosistemas mediterráneos (Di Castri 1973, Di Castri y Vitali Di Castri 1981, Flogaitis 1983). Siguiendo el patrón general de la fauna de artrópodos de regiones templadas, los especímenes más pequeños fueron los más abundantes (Schoener y Janzen 1968), las hormigas fueron el grupo macroscópico más numeroso (Acosta 1980, Martínez Ibañez 1984), y las proporciones de

Ecología trófica

larvas de insectos coinciden con las encontradas utilizando otros métodos de muestreo más especializados (Basagoiti 1988).

Debajo de las piedras hay un microclima favorable para los invertebrados, incluyendo sus huevos y larvas. Probablemente por esto, se encontró una mayor diversidad de invertebrados debajo de las piedras que en el suelo desnudo. *Blanus cinereus* y otros animales (por ej. hormigas y arañas) construyen sus túneles bajo las piedras. Sin embargo, los datos sugieren que el uso de las piedras no parece estar relacionado con la dieta; *B. cinereus* acude principalmente debajo de las rocas para mantener una temperatura corporal determinada (ver capítulo 2).

El número de presas por estómago encontrado fue más bajo que el típico para reptiles epigeos de talla similar (Busack y Jaksic 1982b, Busack y Visnaw 1989, Duarte da Rocha 1989, Parker y Pianka 1973, 1975, Paulissen et al. 1988, Pérez Mellado 1982, aunque ver Gil et al. 1993, Jackson y Telford 1975). Esto puede ser debido a las dificultades para la búsqueda del alimento en el medio subterráneo, aunque también podría reflejar bajos requerimientos metabólicos relacionados con la fosorialidad (Kamel y Gatten 1983, Withers 1981). Además, comer presas de gran tamaño puede permitir a un predador satisfacer sus requerimientos energéticos con un número relativamente bajo de presas (Pough y Andrews 1985).

La ausencia de correlación entre el tamaño de las presas y el tamaño de *B. cinereus* se explica porque los individuos

grandes no se alimentan exclusivamente de las presas mayores, sino que también comen presas de pequeño tamaño (por ejemplo las hormigas).

Blanus cinereus es un predador generalista, que se alimenta principalmente de los tipos de presas más abundantes (larvas y hormigas) evitando los nematodos. Sin embargo, selecciona larvas de gran tamaño. Las larvas, al proporcionar una gran contribución energética, compensarían el coste requerido para su localización en el medio subterráneo.

Aunque son abundantes en la dieta, las hormigas fueron consumidas menos frecuentemente que lo esperado. Las hormigas son presas pequeñas y contienen gran cantidad de quitina indigerible, por lo que se debería consumir una gran cantidad de ellas para hacerlas rentables (Pianka 1986). Además, las hormigas tienen que ser capturadas en sus hormigueros, con el consecuente peligro de ser atacados por otros miembros de la colonia. Aunque Gil et al. (1993) comentan que *B. cinereus* podría utilizar las galerías de los hormigueros como rutas para desplazarse nuestra observación personal en el campo no apoya esta idea, ya que se observaron cuatro individuos dentro de un hormiguero que estaban siendo atacados por hormigas soldados. Así, el comportamiento agresivo de estas presas favorecería la selección de las especies menos agresivas y más fácilmente capturables (Rissing 1981, Vitt y Cooper 1988).

Como ocurre en algunos reptiles epigeos (Lewis 1989, Vitt y Cooper 1986) los diplópodos están ausentes en la dieta

Ecología trófica

de *B. cinereus*. Los milípedos podrían ser evitados ya que secretan sustancias tóxicas (Blum 1981).

Blanus cinereus está considerado como el más primitivo y generalista de los anfisbenios ya que está menos especializado para cavar que otras especies (Gans 1974, 1978). Otras especies de reptiles fosoriales se han especializado y se alimentan de pequeñas presas (por ej. termitas y hormigas) que consumen en grandes cantidades (Henle 1989, Huey et al. 1974, Smith 1982). Estas especies están altamente modificadas para la vida subterránea, presentando características morfológicas que restringen el manejo de presas grandes (Andrews et al. 1987). Como generalista, *B. cinereus* incluye en su dieta presas más grandes que otros anfisbenios de talla similar.

La dieta y los patrones de selección de alimento observados, sugiere que *B. cinereus* maximiza la energía que puede obtener de una presa, consumiendo larvas de gran tamaño cuando es posible, compensando así los costes de la fosorialidad (Andrews et al. 1987). Ya que las larvas grandes son escasas el coste de localizarlas puede ser elevado. En estas circunstancias, las presas más pequeñas, pero más abundantes, podrían ser consumidas cuando se encontraran ya que entonces la energía neta conseguida sería positiva (Stephen y Krebs 1986).

El gran desarrollo del oído en los anfisbenios (Gans 1974, Gans y Wever 1975) sugiere que podría ser importante para la detección de presas, pero no hay evidencia disponible

sobre detección química (Vitt y Cooper 1986, pero ver el siguiente apartado) o auditiva. La selección de larvas grandes podría indicar su detección mediante vibraciones mecánicas y sonidos que produjeran (Hetherington 1989).

II. DETECCION DE PRESAS

INTRODUCCION

Los saurios epigeos utilizan los sentidos de la vista y el olfato para localizar a sus presas, y la preponderancia de uno o otro sentido parece estar relacionado con la manera de buscar el alimento. Los depredadores que son buscadores activos del alimento suelen utilizar la capacidad quimiosensorial del sistema vomeronasal, sacando la lengua mientras buscan el alimento y así pueden detectar y reconocer ciertas características químicas de sus presas. Los depredadores que cazan al acecho, sin embargo, no suelen sacar muchas veces sus lenguas mientras buscan el alimento y detectan a sus presas visualmente (Bissinger y Simon 1979, Huey y Pianka 1981, Cooper 1989a, 1990a). La mayoría de los estudios sobre la utilización de los sentidos durante la búsqueda del alimento se han realizado con saurios epigeos, y existen pocos trabajos sobre los sentidos utilizados en la detección de presas por saurios subterráneos (Hetherington 1989).

Los anfisbenios son reptiles totalmente subterráneos que presentan grandes adaptaciones para la vida fosorial (Gans 1978). Su comportamiento de búsqueda del alimento es desconocido, especialmente lo relacionado con la detección de presas. La visión es reducida aunque las capacidades auditivas y olfativas están muy desarrolladas (Gans y Wever 1975, Gans 1978), indicando un papel importante en la depredación. No existe, sin embargo, una evidencia disponible sobre la capacidad quimiosensorial en ninguna especie de anfisbenio.

Blanus cinereus es el único anfisbenio presente en la Península Ibérica (Busack 1988), cuya dieta consiste principalmente en larvas de insectos y hormigas, que son los invertebrados más abundantes en su hábitat, aunque selecciona positivamente larvas de insectos de gran tamaño (ver apartado anterior).

En este apartado se pretende averiguar cómo *B. cinereus* es capaz de detectar a sus presas potenciales bajo tierra, y qué sentidos están implicados en su localización. Para conocer el posible uso de la capacidad quimiosensorial en la búsqueda del alimento, se comprueba si *B. cinereus* utiliza señales químicas para la discriminación de las presas, analizando su respuesta a señales químicas procedentes de presas presentadas sobre aplicadores de algodón (Cooper y Burghardt 1990a).

Los objetivos a estudiar son los siguientes:

- Conocer la habilidad que presenta *B. cinereus* para detectar olores de presas, mediante el sistema vomeronasal.
- Conocer su capacidad para poder discriminar los olores de presas frente a otro tipo de olores, y entre presas diferentes (López y Salvador 1992).

MATERIAL Y METODOS

Mantenimiento de los individuos

Se capturaron 18 *B. cinereus* (6 machos adultos, 3 hembras adultas y 9 juveniles) cerca de Torreldones (Madrid) durante el mes de Marzo de 1990. La longitud cabeza-cloaca ($\bar{x} \pm SE$) de los individuos fue de 147 ± 8 mm. Los anfibios fueron transportados a un laboratorio de la Estación Biológica de "El Ventorrillo" donde fueron mantenidos individualmente en terrarios de 5 l que contenían arena del área de estudio. La temperatura ambiente fue mantenida constante a 20 °C. y el fotoperiodo varió según el de la zona. Los individuos eran alimentados dos veces por semana con larvas de coleóptero, hormigas, huevos de hormigas y lombrices. La humedad se suministró diariamente con un spray. Para estandarizar los niveles de hambre, los individuos no comieron 5 días antes de realizarse las pruebas. Todos los animales se mantuvieron en cautividad al menos un mes antes de realizar los experimentos para permitir la aclimatación a las condiciones del laboratorio y a nuestra presencia.

Ecología trófica

Después de las pruebas, todos los individuos fueron devueltos en buenas condiciones a su lugar de origen.

Diseño experimental

Se comparó el número de protusiones linguales (tongue flicks = TF's) emitido por los anfisbenios en respuesta a estímulos procedentes de aplicadores de algodón impregnados con olores de presas, con colonia o con una sustancia sin olor como control. A cada anfisbenio se le presentaba cada estímulo sólo una vez dentro de un diseño de bloques aleatorios. El orden de presentación de los tres olores era balanceado, y sólo se realizó una prueba al día para cada individuo.

En un primer experimento, a cada uno de los 18 anfisbenios se les presentaron aplicadores con estímulos químicos procedentes de la superficie de larvas de coleóptero, colonia (Eau Jeune, L'Oréal) y agua desionizada. El agua sirvió como control para las tasas de TF's ya que no presenta ningún olor, y la colonia diluída se utilizó para determinar la respuesta a un estímulo oloroso pero que no es relevante ecológicamente. Los estímulos se prepararon humedeciendo la punta de algodón (1 cm) de un aplicador de madera (10 cm) en agua desionizada. Los otros estímulos se añadieron al mojar de nuevo el algodón en colonia diluída o al pasarlo varias veces sobre la superficie del cuerpo de una larva de coleóptero. En cada prueba se utilizó un estímulo

Ecología trófica

nuevo. El experimento se llevó a cabo entre el 23 y 28 de Abril de 1990 entre las 9.30 y las 19.00 horas, cuando los anfisbenios se encontraban activos.

Un segundo experimento se realizó reemplazando los estímulos químicos procedentes de las larvas de coleóptero por los de hormigas adultas (*Pheidole pallidula*), siguiendo el mismo protocolo que el descrito para el primer experimento. Estas pruebas se llevaron a cabo durante los días 2 al 10 de Mayo de 1990 entre las 8.30 y las 19.00 horas.

Como los anfisbenios muestran un comportamiento defensivo y de escape sobre la superficie del suelo, las condiciones subterráneas se simularon durante los experimentos utilizando tubos de plástico transparente (30 x 1 cm) que tenían adherida arena en la mitad inferior y los bordes cerrados con algodón. Se utilizó un tubo diferente para cada individuo. Los anfisbenios se mantuvieron en sus tubos seis horas al día durante el periodo de aclimatación, donde mostraron un comportamiento normal y comieron larvas y hormigas. Cada animal era introducido en sus tubo 10 minutos antes de empezar cada prueba. Durante las pruebas el laboratorio permaneció a oscuras y las observaciones se realizaron usando una bombilla de luz roja de 50 W. La temperatura ambiente se mantuvo constante a 20 °C.

Para empezar una prueba, se retiraba el algodón de un lado y despacio se introducía el aplicador con el algodón a una distancia de unos 2 cm del hocico del anfisbenio

Ecología trófica

volviendo a cerrar el tubo. Se contabilizaron el número total de TF's y el número de TF's dirigidos hacia el algodón durante 60 segundos empezando con el primer TF. La latencia al primer TF se definió como el tiempo transcurrido entre el momento en que se cerró el tubo y el primer TF. Si un individuo no sacaba la lengua durante los primeros 30 segundos se le tocaba el hocico ligeramente con el algodón. Si entonces no realizaba ningún TF, este individuo era descartado de las pruebas. Para demostrar que la ausencia de respuesta no era debida a la saciación, se dió de comer a todos los individuos al finalizar las pruebas.

Análisis de los datos

Para determinar si las varianzas eran homogéneas se empleó el test de la F_{max} de Hartley. Si los datos presentaban varianzas homogéneas se empleó un análisis de la varianza (ANOVA) para conocer las diferencias en el número de TF's entre las pruebas. Si existía una heterogeneidad de las varianzas significativa, se utilizó un análisis de la varianza (ANOVA) bifactorial no paramétrico de Friedman (Siegel 1956). Las comparaciones a posteriori se hicieron utilizando tests de Tukey para los análisis paramétricos. Además, se realizaron correlaciones de Spearman entre la latencia al primer TF y el número de TF's (Sokal y Rohlf 1981).

RESULTADOS

Experimento 1: usando larvas de coleóptero como olor de presa.

Todos los 18 individuos sacaron la lengua al menos con un estímulo, 15 sacaron la lengua con todos los estímulos, y 3 sólo con dos estímulos. Los análisis se realizaron sobre estos 15 individuos. Ningún anfisbenio mordió el aplicador con ningún olor. El número total de TF's emitidos (olor de presa = 74, colonia = 115, agua = 58) se ajustó a una distribución normal ($\chi^2 = 2.08$, 3 g.l., $P = 0.55$). Las varianzas del número total de TF's fueron heterogéneas ($F_{\max} = 3.89$, 2,42 g.l., $P < 0.05$), y el ANOVA se realizó con los datos transformados mediante la raíz cuadrada, cuyas varianzas sí que fueron homogéneas (Hartley's $F_{\max} = 1.81$, 2,42 g.l., $P > 0.05$). Hubo diferencias significativas en el número total de TF's en respuesta a los diferentes olores (ANOVA, $F = 7.58$, 2,28 g.l., $P < 0.001$). Los anfisbenios sacaron la lengua significativamente más veces en respuesta a la colonia ($\bar{x} \pm SE = 7.7 \pm 1.0$) que al agua desionizada ($\bar{x} \pm SE = 3.9 \pm 0.5$) y al olor de presa ($\bar{x} \pm SE = 4.9 \pm 0.7$) (Test de Tukey, $P < 0.001$). La respuesta al agua no fue significativamente diferente de la del olor de presa (Test de Tukey, $P > 0.05$). 8 individuos emitieron más TF's en respuesta a la colonia. Suponiendo que la probabilidad de tener el mayor número de TF's en una prueba sea de 0.33, la

probabilidad binomial de tener el mayor número de TF's en 8 de las 15 pruebas fue de 0.057.

La distribución de los TF's dirigidos al algodón (olor de presa = 55, colonia = 73, agua = 38) no fue normal ($\chi^2 = 11.97$, 3 g.l., $P < 0.001$). Un análisis de la varianza de Friedman reveló diferencias significativas entre los distintos tratamientos ($\chi^2 = 7.96$, 2,42 g.l., $P = 0.019$) (Fig. 3.2.1). La probabilidad binomial de emitir el mayor número de TF's en respuesta a la colonia en 8 de las 15 pruebas fue de 0.057.

La latencia al primer TF y el número total de TF's en 60 segundos en todas las pruebas presentan una correlación de Spearman negativa ($r_s = -0.40$, $P = 0.008$). También la latencia al primer TF estuvo correlacionada negativa pero no significativamente con el número de TF's dirigidos al algodón ($r_s = -0.21$; $P = 0.17$). Las varianzas de la latencia al primer TF fueron heterogéneas ($F_{\max} = 3.42$, 2,42 g.l., $P < 0.05$). El ANOVA se realizó sobre los datos transformados mediante la raíz cuarta que ya presentaban varianzas homogéneas ($F_{\max} = 1.93$, 2,42 g.l., $P > 0.05$). Hubo diferencias en la latencia al primer TF según los distintos olores ($F = 7.81$, 2,28 g.l., $P < 0.001$). La latencia al primer TF en respuesta al agua destilada ($\bar{x} \pm SE = 29.2 \pm 6.8$) fue significativamente mayor que las latencias a la colonia ($\bar{x} \pm SE = 10.2 \pm 1.9$) o al olor de presa ($\bar{x} \pm SE = 13.1 \pm 2.5$) (Test de Tukey, $P < 0.001$). La latencia al primer

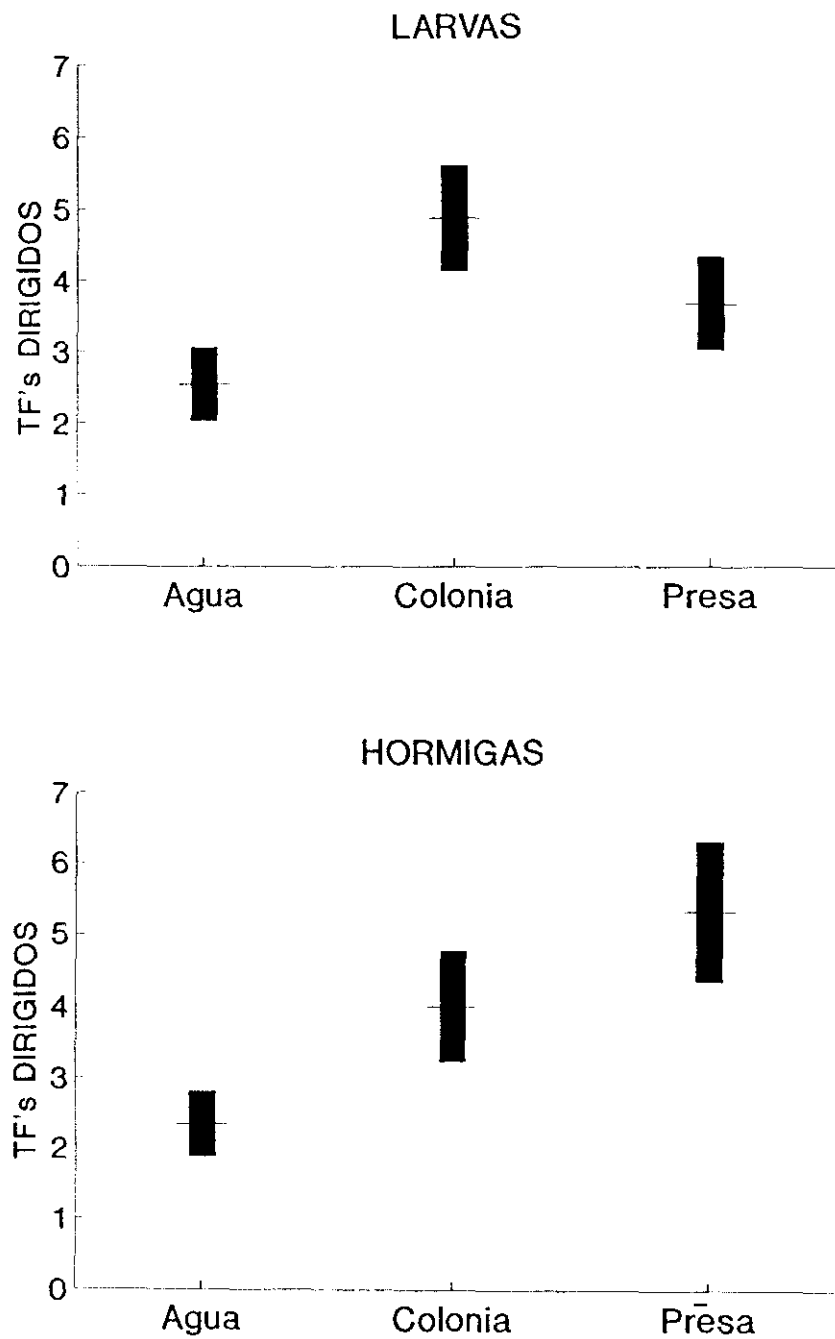


FIGURA 3.3.1 - Media (± 1 SE) del número de TF's dirigidos al algodón en 60 s realizados por *B. cinereus* en las pruebas en las cuales el algodón estaba impregnado con estímulos procedentes de larvas de coleópteros o de hormigas.

Ecología trófica

TF en respuesta al olor de presa y a la colonia no difirieron significativamente (Test de Tukey, $P > 0.05$).

Experimento 2: usando hormigas como olor de presa.

Este experimento se realizó sólo sobre 16 individuos y todos ellos sacaron la lengua al menos con un estímulo. 15 sacaron la lengua con todos los estímulos, y uno sólo la sacó con dos estímulos. Los análisis se realizaron sobre estos 15 individuos. Ningún anfisbenio mordió el aplicador. El número total de TF's emitidos (olor de presa = 112, colonia = 117, agua = 56) no se ajustó a una distribución normal ($\chi^2 = 19.35$, 3 g.l., $P < 0.001$), pero los datos transformados mediante la raíz cuadrada fueron normales ($\chi^2 = 5.23$, 3 g.l., $P = 0.16$) y tuvieron varianzas homogéneas ($F_{\max} = 2.19$, 2,42 g.l., $P > 0.05$). El número de TF's en respuesta a los diferentes olores fue significativamente diferente (ANOVA, $F = 16.64$, 2,28 g.l., $P < 0.001$). Los anfisbenios sacaron la lengua significativamente menos veces en respuesta al agua ($\bar{x} \pm SE = 3.7 \pm 0.5$) que a la colonia ($\bar{x} \pm SE = 7.8 \pm 1.1$) o al olor de presa ($\bar{x} \pm SE = 7.5 \pm 1.1$) (Tukey's test, $P < 0.001$). Las respuestas al olor de presa y a la colonia no fueron significativamente diferentes (Test de Tukey, $P > 0.05$). 8 individuos emitieron más TF's en respuesta a la colonia. Suponiendo que la probabilidad de tener el mayor número de TF's en una prueba sea de 0.33, la probabilidad binomial de

tener el mayor número de TF's en 8 de las 15 pruebas fue de 0.057.

El número de TF's dirigidos al algodón (olor de presa = 80, colonia = 60, agua = 35) no se distribuyó normalmente (datos transformados mediante la raíz cuadrada, $\chi^2 = 17.89$, 3 g.l., $P < 0.001$). Un análisis de la varianza de Friedman reveló diferencias significativas entre los distintos tratamientos ($\chi^2 = 9.25$, 2,42 g.l., $P = 0.0098$) (Fig. 3.2.1). La probabilidad binomial de tener el mayor número de TF's en respuesta a la colonia en 9 de las 16 pruebas fue de 0.022.

La latencia al primer TF presentó una correlación negativa pero no significativa con el número total de TF's en 60 segundos (correlación de Spearman, $r_s = -0.24$, $P = 0.11$), y con el número de TF's dirigidos al algodón ($r_s = -0.16$; $P = 0.29$). El ANOVA se realizó sobre los datos transformados mediante la raíz cuadrada que ya presentaban varianzas homogéneas ($F_{\max} = 1.50$, 2,42 g.l., $P > 0.05$). La latencia al primer TF en respuesta al agua destilada ($\bar{x} \pm SE = 15.8 \pm 2.6$) no fue significativamente diferente de las latencias a la colonia ($\bar{x} \pm SE = 9.5 \pm 1.9$) o al olor de presa ($\bar{x} \pm SE = 11.8 \pm 2.7$) ($F = 2.39$, 2,28 g.l., $P > 0.05$).

DISCUSION

Los resultados muestran que *B. cinereus* puede detectar olores, pero no demuestra habilidad para discriminar olores de presas de otros olores. El mayor número de TF's se dió en

respuesta a la colonia comparado con el agua, pero no hay ningún indicio de reconocimiento de olor de las presas. Sin embargo, esto no indica necesariamente una incapacidad para reconocer estímulos procedentes del alimento mediante el sistema vomeronasal. Es posible que sean necesarios ciertos estímulos táctiles o auditivos para proceder al ataque de una presa que han estado ausentes en este experimento. Los reptiles no necesitan realmente la exclusividad de un sentido determinado para detectar una presa (Cooper 1990a). *B. cinereus* puede utilizar muchas señales para localizar a una presa, y la habilidad para detectar olores mediante quimiorrecepción podría ser útil para confirmar la identificación de presas potenciales (Graves y Halpern 1990).

La tasa de protusión lingual de *B. cinereus* es cercana a la producida por saurios epigeos que son incapaces de detectar los olores de las presas. Sin embargo, el iguánido *Dipsosaurus dorsalis*, aunque emite relativamente un número de TF's bajo, es capaz de discriminar los olores de comida frente a la colonia (Cooper y Alberts 1991). Los anfisbenios podrían discriminar rápidamente basándose en unos pocos o incluso un sólo TF. Una baja tasa de protusión lingual podría reflejar también bajos requerimientos metabólicos relacionados con la fosorialidad (Kamel y Gatten 1983, Withers 1981).

Las partículas compactadas del sustrato que separan a los anfisbenios de sus presas potenciales, probablemente compliquen la detección de los invertebrados por el sistema

vomeronasal. Señales auditivas asociadas con el movimiento de las presas podrían ser mucho más efectivas, ya que pueden ser utilizadas en distancias grandes (Hetherington 1989). Las señales olorosas pueden ayudar a la identificación de presas cercanas cuyo olor puede ser detectado a través de las partículas del sustrato. La ausencia de ataques al aplicador de algodón podría indicar que los anfisbenios no fueron previamente estimulados mediante señales auditivas.

La construcción de un sistema permanente de túneles es desconocida en *B. cinereus*. Sin embargo, se han observado galerías permanentes bajo piedras que permitían el acceso para termorregular (ver capítulo 2). El sistema vomeronasal podría ser útil en la detección de predadores potenciales o de presas en las galerías. Los dos sexos de *B. cinereus* poseen poros femorales y sus secreciones pueden impregnar las paredes de los túneles, en cuyo caso el sistema vomeronasal podría ser utilizado en el reconocimiento individual e intraspecífico (Alberts 1991, Cooper y Vitt 1986a, d, ver capítulo 4).

El diseño experimental utilizado en este experimento fue capaz de demostrar que *B. cinereus* puede detectar olores utilizando su lengua, probablemente via sistema vomeronasal. Sin embargo, no demostró discriminación entre olores de presas y otros olores. Otras técnicas experimentales alternativas, como el sellado de los conductos vomeronasales (Graves y Halpern 1990) o enseñar a los animales a responder a un determinado estímulo químico recompensándoles con comida

pueden ser útiles para determinar la habilidad quimisensorial de los anfisbenios.

III. DETECCION DE PRESAS ANTES DEL ATAQUE

INTRODUCCION

Numerosos saurios sacan su lengua cuando están activos (Simon 1983). La protusión lingual es el comportamiento más comúnmente asociado con el uso del sistema vomeronasal en reptiles (Graves y Halpern 1990) y provee una respuesta objetiva y cuantificable a los estímulos químicos (Cooper y Burghardt 1990a).

La existencia de diferencias en las tasas de protusión lingual en respuesta a estímulos químicos presentados sobre aplicadores de algodón, ha sido un método útil para testificar el uso de señales químicas en la discriminación de presas por reptiles (Cooper y Burghardt 1990a). Este método se ha utilizado para demostrar la habilidad para discriminar olores de presas en varias familias de saurios (Cooper 1989a, b, 1990a, b, c). El uso de esta técnica con el anfisbenio *B. cinereus* permitió comprobar que el órgano vomeronasal es utilizado para identificar olores, pero falla a la hora de demostrar que los anfisbenios discriminan olores de presas frente a otros olores (ver apartado anterior). Esta técnica

del algodón impregnado podría no proporcionar una información crítica acerca de la detección de estímulos, ataque e ingestión, si la respuesta a las presas incluye una compleja interacción de estímulos (Halpern 1992). En este capítulo se presenta un estudio experimental acerca de los patrones de protusión lingual antes de atacar a presas vivas por *B. cinereus*. Se encuentran mayores tasas de protusión lingual en aquellos casos en que los anfisbenios atacaron a la presa que cuando no la atacaron, y una variación de las tasas de protusión lingual frente a distintos tipos de presas, sugiriendo que las señales químicas podrían ser utilizadas en la detección de presas vivas y en su identificación.

MATERIAL Y METODOS

Mantenimiento de los individuos

Se recogieron 25 adultos (15 machos y 10 hembras) de *B. cinereus* (LCC: $\bar{x} \pm SE = 163.4 \pm 4.9$ mm) durante el mes de Marzo de 1991 cerca de Torrelodones (Madrid). Los anfisbenios se mantuvieron en la estación de "El Ventorrillo" con un fotoperiodo que variaba según el del lugar y una temperatura ambiente de 20 °C. Los ejemplares fueron mantenidos individualmente en terrarios de 5 l que contenían arena del área de estudio. Se les suministraba agua diariamente y se les alimentó dos veces por semana con larvas de insectos, pupas y artrópodos adultos. Todos los animales fueron

Ecología trófica

aclimatados a las condiciones de experimentación al menos un mes antes de empezar los experimentos. Los individuos no comieron una semana antes de comenzar las pruebas.

Diseño experimental

Las pruebas se realizaron colocando a los anfisbenios en tubos individuales de plástico transparente (30 x 1 cm) con arena (ver apartado anterior). Los anfisbenios se mantuvieron en sus tubos seis horas al día durante el periodo de aclimatación, donde mostraron un comportamiento normal y comieron los mismos tipos de presas utilizadas en los experimentos.

Las observaciones se realizaron entre Abril y Septiembre de 1991 entre las 9.30 y 17.30 h. Se utilizaron cuatro tipos de presas en los experimentos (larvas y pupas de coleóptero, arañas y hormigas) capturadas en el mismo área de estudio. Aunque las presas no fueron identificadas hasta el nivel específico, consideramos que cada tipo de presa pertenecía a la misma especie por su idéntica morfología externa, talla y coloración.

Se introdujo a cada anfisbenio en su tubo, y se contabilizaron el número de protusiones linguales (TF's) en 60 s como una medida de la tasa de protusión basal. Después, se retiraba el algodón de un lado y se introducía una presa aproximadamente a una distancia de 5 cm del hocico del anfisbenio, observando su comportamiento desde una distancia

Ecología trófica

de 0.5 m. Las observaciones se realizaron utilizando una bombilla de luz roja de 50 W. La temperatura ambiente se mantuvo alrededor de 20 °C, que está dentro del rango de actividad de esta especie (ver capítulo 2). Se realizaron varias pruebas con cada anfisbenio utilizando cada tipo de presa seleccionada al azar, aunque para asegurar la independencia de los datos, para cada individuo se han tenido en cuenta sólo los resultados obtenidos de la primera vez que atacó a un tipo de presa y los datos de la primera vez que no atacó el mismo tipo de presa (que tenía la misma talla).

Se contabilizaron el número total de TF's y el número de TF's dirigidos hacia las presas durante 60 s en todas las pruebas, empezando con el primer TF. Cuando el anfisbenio no se comía la presa, se contabilizaban el número de TF's emitidos en los 15 min después de la introducción de la presa. Si el anfisbenio comía la presa, se contabilizaban el número de TF's antes del ataque a la presa. En ambos casos y para permitir las comparaciones se han utilizado el número de TF's por minuto.

Análisis de los datos

Los datos fueron analizados utilizando tests descritos en Siegel (1956) o en Sokal y Rohlf (1981). Se realizaron comparaciones por pares utilizando tests de Wilcoxon. El test de Kruskal-Wallis se empleó para analizar si existían diferencias en el número de TF's dirigidos por

minuto según el tipo de presa. Se utilizó un α de 0.05 como nivel de significación.

RESULTADOS

Cuando un anfisbenio era introducido en su tubo se movía a lo largo de la longitud del tubo mientras saca la lengua. El número de TF's basales antes de introducir la presa no varió significativamente cuando los anfisbenios atacaron a la presa ($\bar{x} \pm SE = 8.8 \pm 1.2$) de cuando no la atacaron ($\bar{x} \pm SE = 7.6 \pm 0.8$) (Test de Wilcoxon, $Z = 1.2$, 25,25 g.l., $P = 0.23$) (Fig. 3.3.1).

El número total de TF's emitidos por minuto después de la introducción de una presa fue significativamente mayor cuando los anfisbenios atacaron a la presa ($\bar{x} \pm SE = 10.5 \pm 2.2$) que cuando no atacaron a la presa ($\bar{x} \pm SE = 5.3 \pm 0.4$) (Test de Wilcoxon, $Z = 3.2$, 25,25 g.l., $P < 0.0001$) (Fig. 3.3.2). También, el número de TF's dirigidos a la presa por minuto antes de atacar fué significativamente mayor en los casos en que los anfisbenios atacaron a la presa que en aquellos en que no atacaron a la presa (Test de Wilcoxon, $Z = 2.8$, 25,25 g.l., $P = 0.0001$) (Fig. 3.3.2).

El número de TF's dirigidos a la presa por minuto antes de atacar varió según el tipo de presa (Test de Kruskal Wallis, $H' = 14.49$, 24 g.l., $P = 0.0001$) (Tabla 3.3.1).

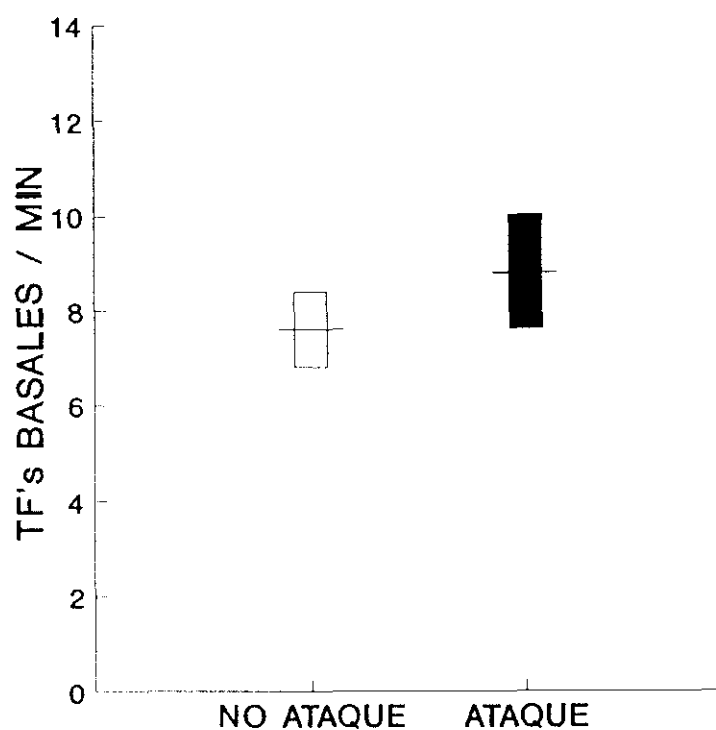


FIGURA 3.3.1 - Media (± 1 SE) del número de TF's basales antes del ataque de una presa viva, cuando los anfisbenios no atacaron a las presas (rectángulo blanco) y cuando sí que atacaron a las presas (rectángulo negro).

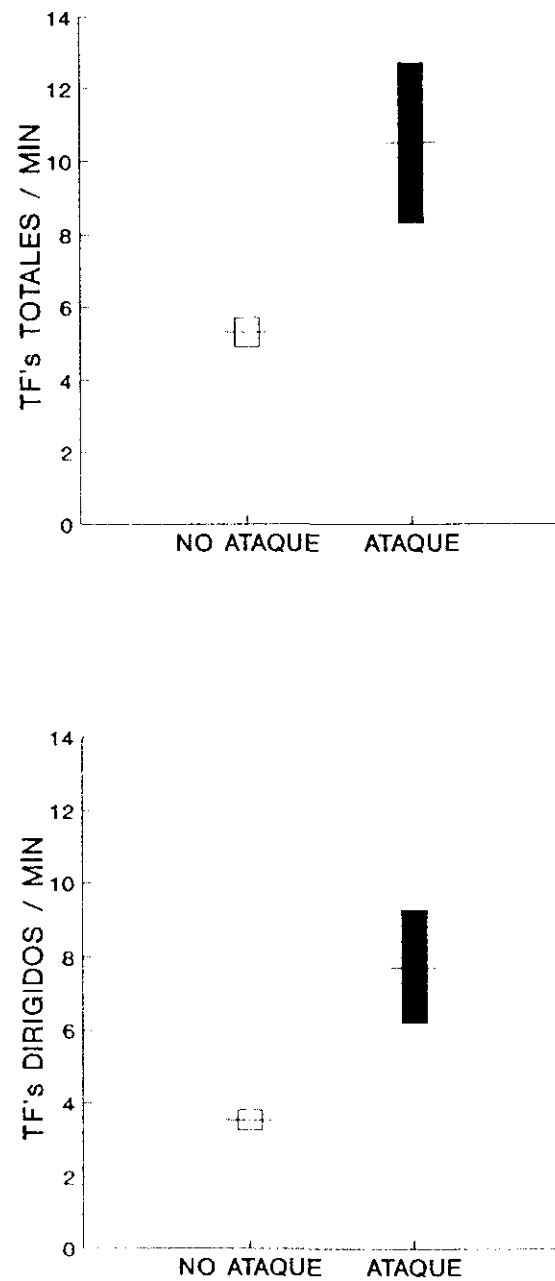


FIGURA 3.3.2 - Media (\pm 1 SE) del número de TF's totales y TF's dirigidos por minuto antes del ataque de una presa viva, cuando los anfisbenios no atacaron a las presas (rectángulo blanco) y cuando sí que atacaron a las presas (rectángulo negro).

TABLA 3.3.1 - Media (\pm SE) del número de TF's dirigidos en respuesta a varios tipos tipos de presas vivas antes de su ataque. Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (P para rechazar = 0.05) usando tests de la U de Mann-Whitney.

Tipos de presas	N	$\bar{x} \pm SE$	
Lombrices	7	12.3 \pm 4.7	a
Pupas coleóptero	8	8.8 \pm 1.4	a
Larvas coleóptero	6	3.3 \pm 0.8	b
Arañas	4	3.7 \pm 1.4	b

DISCUSION

La utilización del sistema vomeronasal en el reconocimiento de un nuevo ambiente ha sido demostrado en *Chalcides ocellatus* (Graves y Halpern 1990). El incremento de la tasa de protusión lingual en saurios (Fazio et al 1977) y en *B. cinereus* sugiere una investigación quimiosensorial de los nuevos ambientes.

El incremento de las tasas de protusión lingual antes del ataque a presas sugiere que los anfisbenios utilizaron la quimiorrecepción, presumiblemente incluyendo el sistema vomeronasal para identificar las presas que fueron atacadas. Así, el sistema vomeronasal podría ser importante para que el anfisbenio finalizara un evento predatorio como ha sido mostrado en un escíncido (Graves y Halpern 1990). Sin embargo, las diferencias en las tasas de protusión lingual pueden reflejar diferencias en respuesta a señales auditivas o de otro tipo, especialmente aquellas relacionadas con el movimiento. Ya que las presas están presentes a la vez que sus señales químicas, es imposible separar los efectos sobre la protusión lingual y el ataque de los estímulos químicos y no químicos.

Los estímulos sísmicos o de estridulación producidos por los invertebrados en el sustrato pueden ser importantes para permitir su localización y guiar los movimientos cavadores de los anfisbenios hacia las presas. Aunque estos estímulos probablemente sean importantes a distancias relativamente

grandes, quizá no informen demasiado de las características de las presas. Las diferentes tasas de protusión lingual frente a distintos tipos de presas antes de atacarlas sugiere que los anfisbenios podrían tener la habilidad para discriminar entre tipos de presas mediante el órgano vomeronasal y el olfato. Los anfisbenios podrían utilizar señales químicas cuando se encuentran en las proximidades de la presa. Las señales químicas procedentes de los invertebrados podrían ser más informativas que las acústicas y podrían proporcionar información importante para los anfisbenios sobre las características de las presas. En saurios epigeos, la detección e identificación de las presas no se basa sólo en un sentido (Duvall et al 1987, Nicoletto 1985). Ambas señales, visuales y olfativas, son utilizadas, aunque su importancia relativa podría variar de acuerdo al modo de búsqueda del alimento y/o restricciones filogenéticas (Cooper 1989b, 1990a, b). En *B. cinereus* la visión es reducida pero el oído está muy desarrollado (Gans 1978) y sugiere que posiblemente tenga un papel importante en el comportamiento alimenticio. El oído y el sistema vomeronasal podrían intervenir simultáneamente en la detección e identificación de las presas, pero su importancia podría ser diferente de acuerdo a la distancia a la que se halle la presa. *Scincus scincus* es capaz de detectar, mientras está enterrado, vibraciones de las presas a una distancia superior a 15 cm, pero con insectos recién muertos sólo responde a 5 cm (Hetherington 1989). El papel de las

señales químicas en el reconocimiento de las presas por los anfisbenios podría empezar a ser más importante a cortas distancias.

IV. MANEJO DE PRESAS

INTRODUCCION

Los reptiles depredadores generalistas capturan presas que difieren en tamaño, forma, dureza y comportamiento defensivo. Sin embargo, el tamaño de la apertura de la boca restringe el límite máximo de tamaño de las posibles presas (De marco *et al.* 1985). Las presas de talla pequeña pueden ser tragadas enteras, pero las presas de mayor tamaño o aquellas que son capaces de defenderse pueden necesitar modos específicos de tratamiento (Cooper 1981).

Varias líneas evolutivas de reptiles están adaptadas a la vida subterránea, y muestran adaptaciones morfológicas como un cuerpo alargado, reducción de miembros y cabeza reducida (Gans 1974). Estas adaptaciones locomotoras pueden restringir las capacidades de obtención y manejo de presas en los reptiles fosoriales (Andrews *et al.* 1987). El grado de especialización morfológica para la vida subterránea varía entre grupos, de modo que las restricciones tróficas podrían variar de acuerdo con la especialización.

Los anfisbenios están altamente adaptados a la vida subterránea. La única información disponible sobre su comportamiento alimenticio se basa en datos anecdóticos (Gans 1974), y no existen análisis detallados de su comportamiento de manejo de presa. *Blanus cinereus* se encuentra en las áreas mediterráneas de la Península Ibérica (Busack 1988, Salvador 1981). Esta especie es un predador oportunista que se alimenta de invertebrados del suelo, principalmente larvas de insectos y hormigas (ver apartado de selección de alimento).

En este apartado se examina, mediante un estudio en laboratorio, el efecto del tipo de presa sobre los métodos de captura y manejo de presa de *B. cinereus*. Se demuestra que los anfisbenios muestran flexibilidad en su comportamiento alimenticio, y que el tipo de presa y su tamaño afecta a la hora de elegir el modo de manejo apropiado. Mediante una dieta no especializada y flexibilidad de comportamiento *B. cinereus* puede alimentarse de una gran variedad de invertebrados. Esta flexibilidad le permite explotar una gran variedad de recursos tróficos disponibles en el suelo.

MATERIAL Y METODOS

Mantenimiento de los individuos

Se capturaron 14 machos y 11 hembras de *B. cinereus* en el mes de Marzo de 1991 cerca de Torrelodones (Madrid). La longitud cabeza-cloaca (LCC; $\bar{x} \pm SE = 163.4 \pm 4.9$ mm) fue

medida con una regla, y la longitud de las mandíbulas ($\bar{x} \pm SE = 5.0 \pm 0.1$ mm, desde la punta del hocico hasta las comisuras de la boca) y la anchura de las mandíbulas ($\bar{x} \pm SE = 4.3 \pm 0.1$ mm, entre las comisuras) se midieron con un calibre de precisión 0.1 mm. Los anfisbenios se mantuvieron en un laboratorio de la Estación Biológica de "El Ventorrillo" en terrarios individuales, con una temperatura ambiente constante de 20° C y un fotoperíodo natural. Los individuos fueron alimentados dos veces por semana con larvas, pupas y artrópodos adultos. La humedad se proporcionaba diariamente con un spray. Todos los animales fueron aclimatados a las condiciones de experimentación al menos un mes antes de realizar las observaciones. Para estandarizar los niveles de hambre, no se proporcionó comida a los anfisbenios una semana antes del experimento. Ningún animal sufrió daños durante las pruebas, y después de realizar el estudio todos fueron devueltos al lugar de captura en buenas condiciones.

Diseño experimental

Para simular las condiciones subterráneas, las pruebas se realizaron en el interior de tubos de plástico transparente (30 x 1.3 cm) (ver apartados anteriores). Todos los animales fueron mantenidos en sus tubos durante seis horas al día durante el periodo de aclimatación, donde mostraron un comportamiento normal y comieron los mismos tipos de presas que las usadas en el experimento.

Ecología trófica

Las observaciones se hicieron entre los meses de Abril y Septiembre de 1991 entre las 9.30 y las 17.30 horas. En las pruebas se utilizaron siete tipos de presas: hormigas adultas (*Pheidole pallidula*), pupas de hormigas, larvas y pupas de coleóptero, arañas, isópodos y lombrices (Tabla 3.4.1). Cada anfisbenio era introducido en su tubo cinco minutos antes de cada prueba. Luego, se colocaba una presa a 5 cm del hocico y se observaba su comportamiento desde una distancia de 0.5 m, con una única luz roja de 50 W. La temperatura ambiente osciló alrededor de los 20 °C. Sólo se realizó una prueba al día con cada individuo con un tipo de presa seleccionado al azar. Entre prueba y prueba con el mismo animal se dejaba transcurrir una semana.

En cada prueba se midieron:

- A) Talla de la presa (anchura, longitud y altura máximas). El volumen de la presa se calculó por aproximación al volumen de un cuerpo geométrico apropiado (Griffiths 1986).
- B) Talla del anfisbenio: LCC, y anchura y longitud máxima de las mandíbulas.

Después se calculó el "RPS" ("relative prey size") = anchura máxima de la presa/anchura máxima de las mandíbulas del anfisbenio para cada prueba (Mori 1991).

Para cada prueba se anotaron también las siguientes variables comportamentales:

- 1) Tiempo de latencia hasta el primer mordisco en segundos.
- 2) Posición de captura de la presa = porción del cuerpo de la presa que es mordida inicialmente: anterior (cabeza y

Ecología trófica

cuello), medio, posterior, extremo (para presas sin diferenciación morfológica entre los dos extremos, por ej. lombrices y larvas) y total (captura a la vez de todo el cuerpo).

3) Dirección de ingestión de la presa: extremo (anterior y posterior), medio cuerpo y total.

4) Número de mordiscos dados a la presa

5) Comportamiento de manejo: Si el anfisbenio se comió a la presa de una vez o en varias veces con pausas entre medias, si la presa fue consumida del todo, si el anfisbenio se ayudó de las paredes para capturar o tragar a la presa, y si la presa fue agitada violentamente antes de ser tragada. Cuando las presas fueron mordidas pero no consumidas del todo, algunas de estas variables no pudieron ser medidas.

6) Tiempo total de manejo: tiempo (medido en segundos) desde que la presa es capturada hasta que es tragada del todo. Este tiempo incluye todas las pausas que ocurrieron durante el proceso.

7) Tiempo parcial de manejo: tiempo de manejo excluyendo las pausas en las que la presa era soltada y al no estar en la boca no era realmente manipulada.

Análisis de los datos

Los datos se analizaron utilizando tests descritos en Siegel (1956) ó Sokal y Rohlf (1981). El test de Kruskal-Wallis se empleo para analizar si existían diferencias en el

RPS y el volumen de las presas según la posición de captura, dirección de ingestión y método de manejo utilizados, realizándose a posteriori comparaciones entre pares mediante tests de la *U* de Mann-Whitney. La relación entre volumen de las presas y el tiempo de manejo o el número de mordiscos se examinó mediante un modelo de correlación exponencial. Se empleó un análisis de covarianza (ANCOVA) para examinar la variación del tiempo de manejo y número de mordiscos según el tipo de presa, eliminando el efecto del volumen. Se consideró un α de 0.05 como nivel de significación.

RESULTADOS

Métodos de manejo de presas

Basándonos en las observaciones obtenidas definimos cuatro métodos diferentes para manejar a las presas:

1) Tragar sin pausas (TS): Los anfisbenios se aproximaron a las presas y dirigieron un ataque rápido, capturando con un solo mordisco, a las presas enteras. Las presas fueron ingeridas de manera completa y en una sola acción, sin pausas. Antes de ser tragadas rápidamente, los anfisbenios las agitaron violentamente en su boca.

2) Tragar con pausas (TP): Los anfisbenios consumieron a las presas enteras, pero no en una sola acción, sino que realizaron entre 0 y 6 pausas ($\bar{x} \pm SE = 0.8 \pm 0.3$) hasta que las presas fueron completamente tragadas. Antes de ser

ingeridas, las presas fueron golpeadas contra las paredes del tubo hasta presumiblemente producirles la muerte.

3) Cortar y tragar (CT): Los anfisbenios estrujaron a las presas entre sus mandíbulas y las trocearon en porciones mediante mordiscos a lo largo de todo el cuerpo. Las presas se consumieron de manera total, pieza a pieza, sin dejar restos, pero realizando numerosas pausas entre medias. Para ayudarse a cortar las presas, los anfisbenios utilizaron las paredes del tubo.

4) Succionar (S): Los anfisbenios mordieron a las presas, introduciendo sus mandíbulas en el cuerpo y rasparon el contenido hasta que el exoesqueleto estaba completamente vacío. En algunos casos (24.5 %) el exoesqueleto fue consumido al final del proceso, y en el resto de las veces se quedó como resto sin consumir. La ingestión se realizó con pausas entre medias. Para vaciar el contenido, los anfisbenios presionaron a las presas contra las paredes del tubo.

Los anfisbenios variaron los métodos de manejo según la talla de las presas. El RPS (Test de Kruskal-Wallis, $H = 32.71$, $P < 0.01$) y el volumen ($H = 35.84$, $P < 0.01$) de las presas consumidas con cada método de manejo varió significativamente (Tabla 3.4.2). Las presas consumidas mediante los modos S ó CT fueron significativamente mayores (en RPS y volumen) (tests de la U, $P < 0.01$). Las presas consumidas mediante el modo TS tuvieron los RPS y los volúmenes más pequeños ($P < 0.01$).

TABLA 3.4.1 - Tallas de las presas ($\bar{x} \pm SE$ (rango)) consumidas por *B. cinereus* ($N = 60$, incluyendo las presas comidas y las mordidas).

Presas	<i>N</i>	Longitud	Anchura	Volumen
Hormigas:				
Pupas	10	9.3 ± 0.6 (7.0-11.5)	3.4 ± 0.2 (2.5-4.0)	91.9 ± 13.6 (34.4-138.2)
Adultos	10	3.3 ± 0.1 (3.0-3.5)	0.5 ± 0.1 (0.5-1.0)	0.8 ± 0.2 (0.6-2.4)
Coleópteros:				
Larvas	17	14.4 ± 1.2 (5.0-25.0)	3.0 ± 0.3 (1.0-5.0)	141.2 ± 29.6 (7.8-397.6)
Pupas	8	13.9 ± 1.1 (10.0-18.0)	4.7 ± 0.2 (4.0-5.0)	241.5 ± 16.3 (196.3-314.1)
Arañas	4	3.9 ± 0.7 (2.0-5.0)	1.7 ± 0.4 (0.5-2.3)	3.9 ± 1.3 (0.1-6.2)
Isópodos	3	7.0 ± 1.0 (5.0-8.0)	2.7 ± 0.3 (2.0-3.0)	21.5 ± 6.8 (7.8-28.3)
Lombrices	8	28.7 ± 2.7 (18.0-40.0)	1.7 ± 0.2 (1.0-2.3)	72.7 ± 14.3 (18.8-125.6)

TABLA 3.4.2 - Media (\pm SE) de la talla relativa (RPS) y del volumen (mm^3) de las presas consumidas con cada uno de los cuatro modos de manejo. Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (nivel de significación, $P < 0.05$) utilizando tests de la U de Mann-whitney.

	N	RPS	Volumen
SS	14	$0.22 \pm 0.04c$	$1.71 \pm 0.53c$
IS	30	$0.64 \pm 0.04a$	$89.13 \pm 13.39a$
CS	7	$0.89 \pm 0.15b$	$199.21 \pm 51.90b$
S	11	$1.01 \pm 0.09b$	$172.12 \pm 31.16b$

Ecología trófica

Los métodos de manejo de las presas fueron diferentes según el tipo de presa (Tabla 3.4.3). Las hormigas y las arañas se consumieron mediante el modo TS, mientras que las lombrices lo fueron con el TP. Otros tipos de presa se consumieron mediante varios modos. Las larvas de coleóptero consumidas mediante el modo TP (RPS: $\bar{x} \pm SE = 0.64 \pm 0.05$ mm) fueron significativamente más pequeñas que las consumidas mediante el modo CT (RPS: $\bar{x} \pm SE = 0.97 \pm 0.15$ mm, Test de la U de Mann-Whitney, $U = 1.92$, $P = 0.002$, dos colas). Sin embargo, ninguna larva de coleóptero fue consumida mediante el modo S y por otra parte, ninguna pupa de coleóptero fue consumida mediante el modo CT.

Posiciones de captura

Los tiempos de latencia antes del primer mordisco de los distintos tipos de presas no fueron significativamente diferentes ($H = 10.9$, $P = 0.21$).

Las posiciones de captura de las presas variaron según el RPS ($H = 30.23$, $P < 0.001$) y el volumen de las presas ($H = 36.38$, $P < 0.001$) (Tabla 3.4.4). Las presas capturadas anteriormente fueron significativamente mayores (en RPS y volumen) que las que fueron capturadas en otras posiciones (Test de la U, $P < 0.05$). Las presas capturadas de manera total tuvieron el menor RPS ($P < 0.01$). No hubo diferencias en el RPS de las presas capturadas por el medio, por la parte posterior o por el extremo ($P > 0.05$).

TABLA 3.4.3 - Número de las presas consumidas según cada método de manejo y tiempo medio de manejo (\pm SE).

	Modos de manejo				Tiempo de manejo
	SS	IS	CS	S	$\bar{x} \pm SE$
Pupas hormigas		7		3	94.8 \pm 15.9
Hormigas	10				35.1 \pm 6.2
Larvas Col.		11	6		725.1 \pm 234.4
Pupas Col.		2		6	588.7 \pm 119.1
Arañas	4				34.7 \pm 8.2
Isópodos		1		2	261.7 \pm 38.1
Lombrices		8			153.2 \pm 61.9

TABLA 3.4.4 - Media (\pm SE) de la talla relativa (RPS) y del volumen (mm^3) de las presas consumidas según las posiciones de captura. Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (nivel de significación, $P < 0.05$) utilizando tests de la U de Mann-Whitney.

Posición de captura	N	RPS	Volumen
Anterior	5	1.05 \pm 0.11a	246.30 \pm 28.54a
Medio	28	0.78 \pm 0.06b	122.64 \pm 20.04b
Posterior	5	0.62 \pm 0.14b	103.71 \pm 45.54b
Total	14	0.22 \pm 0.04c	1.72 \pm 0.53c
Extremo	10	0.64 \pm 0.07b	77.79 \pm 14.10b

Dirección de ingestión

La dirección de ingestión de las presas varió con el El RPS ($H = 22.58$, $P < 0.001$) y el volumen ($H = 26.97$, $P < 0.001$) (Tabla 3.4.5). Las presas ingeridas por el medio fueron significativamente mayores (en RPS y volumen) que las tragadas por el extremo o totalmente (Tests de la U , $P < 0.01$). Las presas tragadas de manera total tuvieron los menores RPS y volúmenes ($P < 0.01$).

Número de mordiscos

El número de mordiscos se incrementó exponencialmente con el volumen de las presas (correlación exponencial, $r = 0.70$, $F = 49.49$, 1,52 g.l., $P < 0.0001$). Y también varió significativamente entre los diferentes métodos de manejo de las presas, después de excluir el efecto del volumen (ANCOVA, covariación del número de mordiscos con el volumen: $F = 69.44$, $P < 0.0001$; efecto del tipo de presa: $F = 7.99$, $P = 0.002$). Las presas consumidas según los métodos TS ($\bar{x} \pm SE = 1.3 \pm 0.1$) y TP ($\bar{x} \pm SE = 1.8 \pm 0.3$) requirieron menos mordiscos que las consumidas según el método CT ($\bar{x} \pm SE = 20.2 \pm 7.1$) ó el método S ($\bar{x} \pm SE = 5.5 \pm 1.4$). Las presas consumidas según el método CT recibieron más mordiscos que ninguna (Tests de Tukey, $P < 0.001$ en todos los casos).

TABLA 3.4.5 - Media (\pm SE) de la talla relativa (RPS) y del volumen (mm^3) de las presas según las direcciones de ingestión. Las medias seguidas de la misma letra no son significativamente diferentes (nivel de significación, $P < 0.05$) utilizando tests de la U de Mann-Whitney.

Ingestión	N	RPS	Volumen
<hr/>			
Extremo	31	$0.74 \pm 0.05a$	$114.50 \pm 17.90a$
Medio cuerpo	12	$0.93 \pm 0.11b$	$169.70 \pm 30.14b$
Total	11	$0.23 \pm 0.05c$	$1.84 \pm 0.67c$

Tiempo de manejo

El tiempo parcial de manejo (excluyendo el tiempo gastado en pausas) incrementó exponencialmente con el volumen de las presas (Correlación exponencial, $r = 0.82$, $F = 106.4$, 1,52 g.l., $P < 0.0001$) (Fig. 3.4.1). Lo mismo ocurrió con el tiempo de manejo total ($r = 0.68$, $F = 45.4$, 1,52 g.l., $P < 0.0001$). Esta relación exponencial también se obtuvo separadamente para cada tipo de presa con un amplio rango de volúmenes (excluyendo las hormigas adultas y las arañas): pupas de hormigas ($r = 0.63$, $P < 0.05$), larvas ($r = 0.78$, $P = 0.001$) y pupas de coleóptero ($r = 0.52$, $P < 0.05$), isópodos ($r = 0.92$, $P < 0.05$) y lombrices ($r = 0.79$, $P = 0.02$).

El tiempo parcial de manejo de los diferentes tipos de presas fue significativamente diferente incluso después de quitar el efecto del volumen (ANCOVA, covariación del tiempo de manejo con el volumen: $F = 147.44$, $P < 0.0001$; efecto del tipo de presa: $F = 3.87$, $P = 0.002$). Las larvas y las pupas de coleóptero requirieron los mayores tiempos de manejo (Tabla 3.4.3).

El tiempo parcial de manejo fue también significativamente diferente según los diferentes métodos de manejo después de quitar el efecto del volumen (ANCOVA, covariación del tiempo de manejo con el volumen: $F = 130.52$, $P < 0.0001$; efecto del modo de manejo de presa: $F = 4.93$, $P < 0.005$). Las presas consumidas mediante el método de CT

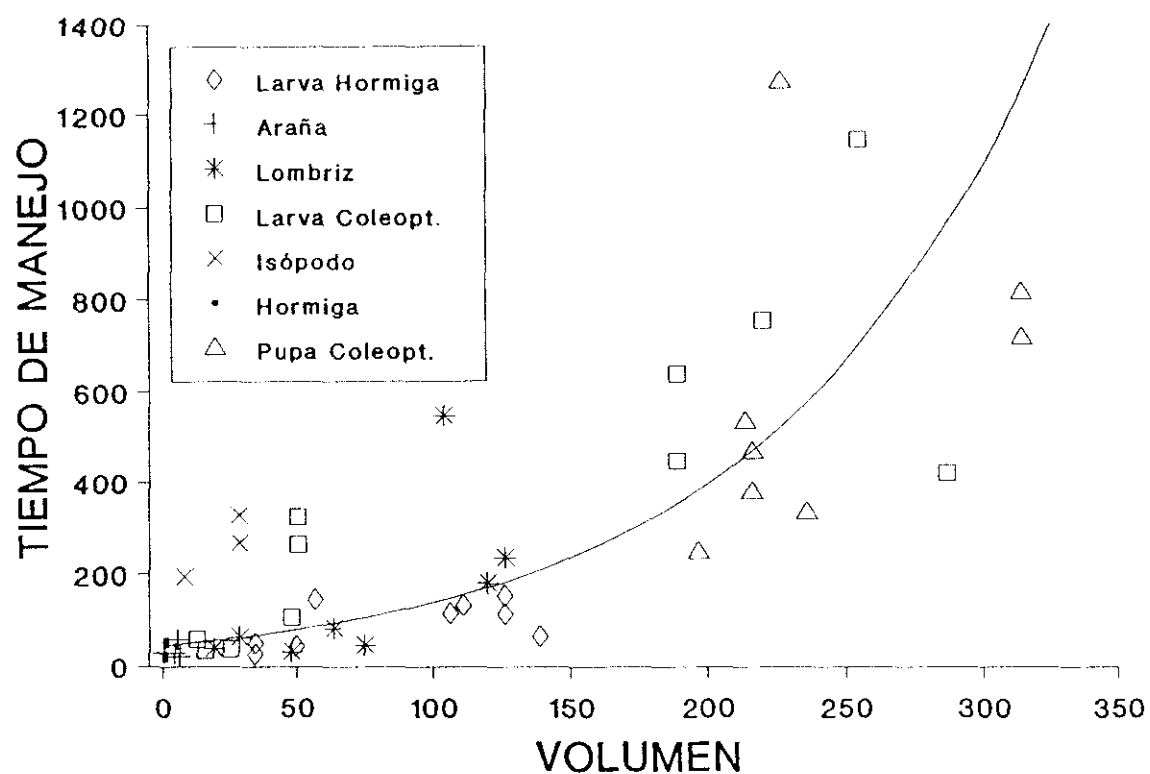


FIGURA 3.4.1 - Correlación exponencial entre el tiempo de manejo y el volumen de los distintos tipos de presas.

tuvieron el mayor tiempo de manejo. Las presas comidas mediante TS requirieron el menor tiempo de manejo.

El tiempo parcial de manejo varió según los diferentes modos de manejo de las presas ($H = 7.82,; P = 0.04$). El tiempo gastado en pausas no fue significativamente diferente entre los modos TS y TP ($U = 0.13, P = 0.45$, dos colas), y tampoco lo fue entre los modos CT y S ($U = 0.55, P = 0.29$, dos colas). Sin embargo, el tiempo gastado en pausas fue mayor en los modos CT y S que en los modos TS e TP ($P < 0.05$, dos colas, en todos los casos).

No hubo diferencias significativas en el tiempo parcial de manejo de los diferentes tipos de presas ($H = 4.14, P = 0.76$). El volumen de las presas no estuvo significativamente correlacionado con el tiempo gastado en pausas (Correlación lineal, $r = -0.03, F = 0.04, P = 0.84$).

DISCUSION

Blanus cinereus mostró diferentes modos de manejo de presa según las características específicas de las presas. *B. cinereus* parece seguir el modelo de Kaspari (1990), que predice que las presas serán preparadas antes de su ingestión sólo en el caso de que no puedan ser tragadas enteras. Cuando el diámetro de las presas es menor que el tamaño de la boca del predador son consumidas sin preparación. Las presas son consumidas de diferente modo de acuerdo con su longitud. Las presas pequeñas (hormigas y arañas) se consumen de una vez, y

las alargadas o aquellas que necesitan preparación (lombrices, larvas de coleóptero) son consumidas en varias veces y con pausas entre medias.

Cuando el diámetro de la presa es mayor que el tamaño de la boca, *B. cinereus* cambia su modo de manejo para prepararlas. Los anfisbenios muestran algunas adaptaciones mecánicas para cortar piezas de sus presas. La mayoría de las especies tienen dientes cónicos los cuales se entrelazan especialmente en la punta del hocico. También muchas especies tuercen la boca después de dar un mordisco para evitar perder la porción agarrada (Gans 1974). De este manera los anfisbenios pueden comer presas relativamente grandes.

La utilización del modo de manejo de succionar (S) por *B. cinereus* no se relaciona exclusivamente con presas de tamaño grande, ya que las pupas de hormigas y los isópodos son más estrechos que las mandíbulas del anfisbenio. Sin embargo, el exoesqueleto de este tipo de presas es duro y rígido. Este método puede así incrementar la concentración de nutrientes de las presas, evitando el consumo de las partes con pocos nutrientes (Kaspari 1990).

En saurios epigeos la captura de las presas por la cabeza puede favorecer una rápida ingestión, con una aparente ventaja en el tiempo de ingestión (Diefenbach y Emslie 1971). También puede evitar que la presa escape (Kardong 1982), y puede ser ventajosa en la captura de presas grandes y rápidas (Cooper 1981). La variabilidad observada en las posiciones de captura por *B. cinereus* puede estar relacionada con las

adaptaciones para la búsqueda subterránea del alimento. En este experimento se utilizaron túneles experimentales más anchos que el diámetro del anfisbenio. Y, aunque en estas galerías los anfisbenios y sus presas eran capaces de moverse, hay menos espacio que el que tienen disponible los saurios epigeos. También, cuando un anfisbenio se mueve hacia una presa localizada, tomará contacto con ella por la parte del cuerpo de la presa que se encuentre más cerca de él. Además, la selección de una parte específica para la captura de la presa bajo el suelo requeriría costes adicionales de excavación.

Las características de las presas también pueden explicar la posición de captura por los extremos. Muchos invertebrados del suelo presentes en la dieta de *B. cinereus* (ver apartado de selección de alimento) presentan cuerpos alargados y con escasa diferenciación entre la parte anterior y posterior. Los invertebrados consumidos por los anfisbenios son presas lentas, y la captura por la cabeza no sería beneficiosa (Cooper 1981). Sin embargo, sería beneficiosa con presas lentas pero que fueran también potencialmente peligrosas para los anfisbenios. Los encuentros entre *B. cinereus* y presas alargadas en estrechos túneles favorecería la captura por los extremos.

Blanus cinereus muestra tiempos de manejo mayores que la mayoría de los saurios epigeos (Avery et al. 1982, De Marco et al. 1985, Paulissen 1987) aunque a bajas temperaturas los tiempos de manejo de los saurios epigeos pueden ser también

muy largos (Avery y Mynott 1990). La habilidad para detectar predadores potenciales se ve disminuída durante el consumo de presas. Los saurios epigeos pueden ser detectados visual o químicamente por predadores terrestres o aéreos cuando comen. Así, un incremento en el tiempo de manejo incrementaría el riesgo de predación. En el caso de los anfisbenios, la detección y el acceso de los depredadores está dificultado por el sustrato, y así, los anfisbenios pueden gastar más tiempo manejando a sus presas sin tanto riesgo de ser depredados. También puede ser que unos tiempos de manejo tan elevados reflejen bajos requerimientos metabólicos relacionados con la fosorialidad.

Pough y Andrews (1985) sugirieron que para los saurios los costes de apresar y tragar una presa pueden ser ignorados para la mayoría de los propósitos ecológicos. La gran duración observada en *B. cinereus* indica que los costes de manejo deberían ser reexaminados en anfisbenios.

Capítulo 4

RECONOCIMIENTO INTRAESPECIFICO

Capítulo 4.

RECONOCIMIENTO INTRAESPECIFICO

INTRODUCCION

La comunicación mediante feromonas es utilizada por los vertebrados en muchos contextos, y puede ser especialmente importante en taxones en los que las comunicaciones visual y auditiva están restringidas o son imposibles. Los anfisbenios pertenecen a esta categoría ya que ellos no vocalizan en los encuentros intraspecíficos y son fosoriales (Goin et al. 1978). No hay estudios sobre el uso de feromonas en anfisbenios, pero sus hábitos fosoriales y escasa visión (Gans 1974) limitan claramente el potencial para la detección visual y el reconocimiento de conespecíficos. Por esto, las feromonas podrían ser importantes para la detección de individuos conespecíficos e incluso para la discriminación de aspectos más detallados como el sexo y la condición reproductora.

La comunicación mediante el uso de feromonas se encuentra en una gran variedad de saurios, y está muy desarrollada en serpientes y en varias familias de saurios (ver revisión de Mason 1992, pero ver también Alberts 1989, Brillet 1990, Cooper y Trauth 1992, Cooper y Vitt 1986a, Duvall 1979a, b). Los reptiles *Squamata* están divididos en dos grupos mayores, *Iguania* y *Scleroglossa* (Estes et al. 1988). La mayoría de los *Iguania* no utilizan la

Reconocimiento intraespecífico

quimiorrecepción para la detección de presas (por ej. Cooper 1989b, Simon et al. 1981), pero incluso estos saurios detectan feromonas de sus conespecíficos depositadas sobre el sustrato (por ej. Alberts 1989, Duvall 1979a, b). Los saurios y las serpientes de numerosas familias de *Scleroglossa* pueden reconocer a sus presas mediante señales químicas (por ej. Cooper 1989b, 1990a, c). Se conoce que la comunicación mediante feromonas está altamente desarrollada en algunos taxones de *Scleroglossa*, incluyendo serpientes y algunas familias de saurios (ver revisión de Mason 1992, pero ver también Brillet 1990, Cooper 1992, Cooper y Garstka 1987a, b, Cooper y Trauth 1992, Cooper y Vitt 1984a, b, 1986a, b, c, d, 1987a, b, Cooper et al. 1986, Greenberg 1943, Mason y Gutzke 1990). En el saurio *Scleroglossa* más estudiado, el eslizón *Eumeces laticeps*, las feromonas transmiten información relacionada con la especie (Cooper y Garstka 1987a, Cooper y Vitt 1986a, b, c, 1987a, b), sexo (Cooper y Garstka 1987b, Cooper y Vitt 1984a, b, Cooper et al. 1986) y condición reproductora (Cooper et al. 1986).

Los anfisbenios fueron antiguamente clasificados como un suborden separado de las serpientes y los saurios, pero recientemente han sido colocados en la radiación de los *Scleroglossa* con relaciones desconocidas con otros *Scleroglossa* (Estes et al. 1988). A pesar del desconocimiento de las relaciones evolutivas entre los anfisbenios y otros *Scleroglossa*, el uso generalizado de la comunicación por feromonas en la mayoría de los taxones de *Scleroglossa*

Reconocimiento intraespecífico

sugiere que ésta podría encontrarse también en los anfisbenios.

El comportamiento de quimiorrecepción ha sido ampliamente estudiado en los reptiles *Squamata*, no sólo porque es importante en estos grupos, sino porque la protusión lingual provee una respuesta cuantificable objetivamente a los estímulos químicos (Burghardt 1970, Cooper y Burghardt 1990a). Cuando un saurio saca su lengua, partículas químicas del aire y de los sustratos en contacto con el ambiente se adhieren a su superficie húmeda. Estas partículas químicas son transportadas hacia dentro de la cavidad oral cuando la lengua se retrae. Por un mecanismo no del todo conocido (Gillingham y Clark 1981, Young 1990, ver revisión de Halpern 1992), las partículas químicas son transferidas de la lengua a los conductos vomeronasales, que se abren a cada lado del techo de la boca. Las partículas viajan a través de los conductos vomeronasales, alcanzando eventualmente el epitelio de los órganos vomeronasales (Graves y Halpern 1989, Halpern y Kubie 1980).

El sistema vomeronasal aporta un sentido químico, el vomerolfato (Cooper y Burghardt 1990b), que es distinto del olfato tanto anatómicamente como en la sensibilidad química. Los nervios vomeronasales comunican mensajes de las células sensoriales de los órganos vomeronasales a los bulbos olfativos laterales, mientras que los nervios olfativos llevan los mensajes del epitelio olfativo a los bulbos olfativos primarios (Halpern 1992). Una diferencia importante

Reconocimiento intraespecífico

entre el olfato y el vomerolfato es que el olfato es sensitivo sólo a sustancias que tienen pequeñas moléculas altamente volátiles, mientras que el vomerolfato es capaz de detectar sustancias que tienen grandes y complejas moléculas no volátiles (ver revisión del Halpern 1992) y que pueden ser captadas de los sustratos.

En las pocas especies de serpientes y saurios en las cuales las bases sensoriales para la respuesta de protusión lingual a señales químicas de presas y feromonas ha sido investigada, se sabe que para procurar la discriminación química es necesario un sistema vomeronasal funcional (Cooper y Alberts 1991, Graves y Halpern 1990, Kubie y Halpern 1979). En este capítulo no se investiga el papel del vomerolfato, sino que la protusión lingual observada representa presumiblemente la recolección de sustancias químicas para el análisis vomerolfativo. El olfato no está incluido ya que las moléculas tomadas lingualmente no alcanzan los órganos olfativos (Halpern 1992). El gusto tampoco es importante ya que es insuficiente para permitir la discriminación de señales químicas de las presas basada en la protusión lingual, en saurios que tienen bloqueados los conductos vomeronasales (Cooper y Alberts 1991).

Estudios previos de comunicación por feromonas en saurios han demostrado que la protusión lingual permite la detección de conoespecíficos y la discriminación de sexos en respuesta a señales químicas procedentes de varios sitios, incluida la piel, la cloaca y los poros cloacales. En algunas

Reconocimiento intraespecífico

especies de saurios las partículas químicas encontradas en la piel y/o en la cloaca permiten la discriminación (Cooper y Trauth 1992, Cooper y Vitt 1984a, b, 1986a, Greenberg 1943, Mason y Gutzke 1990). En otros saurios la discriminación pueden hacerse en respuesta a señales químicas depositadas por los poros femorales (Alberts 1989, Duvall 1979a) o por otras estructuras glandulares similares como los poros precloacales de los anfisbenios. Estas glándulas son a menudo sexualmente dimórficas y producen secreciones ceras (ver revisión de Mason 1992). Las respuestas a las feromonas procedentes de las secreciones de los poros femorales se conocen sólo en iguánidos (Alberts 1989, posiblemente Duvall 1979a, b, aunque fueron presentados estímulos adicionales).

Ya que su ecología, morfología y filogenia sugieren que la comunicación mediante feromonas ocurre en anfisbenios, se puede predecir que *B. cinereus* sería capaz de detectar señales químicas de sus conespecíficos y de discriminar las señales procedentes de machos de las de las hembras. En el estudio previo sobre respuestas quimiosensoriales incluyendo la protusión lingual en anfisbenios, *B. cinereus* fue capaz de detectar señales químicas de las presas presentadas sobre aplicadores de algodón (ver capítulo 3). Ya que *B. cinereus* responde a señales químicas presentadas sobre aplicadores, en este capítulo se analizan las respuestas linguales de machos a algodones que tienen señales químicas procedentes de la superficie de la piel y de los poros femorales de machos y hembras conespecíficas, y de agua desionizada como un control

Reconocimiento intraespecífico

para saber las reacciones a estímulos sin olor. Los resultados proveen la primera demostración de detección de feromonas de conespecíficos y la respuesta diferencial a las feromonas de machos y hembras por un anfisbenio.

MATERIAL Y METODOS

Mantenimiento de los individuos

Se capturaron individuos adultos de *B. cinereus* durante Marzo de 1992 cerca de Navacerrada (Madrid). Los animales fueron transportados a la Estación Biológica de "El Ventorrillo" distante 5 km por aire del sitio de captura donde se mantuvieron individualmente en terrarios de 5 l con arena del sitio de captura. La longitud cabeza-cloaca ($\bar{x} \pm SE$) fue 189.4 ± 4.1 mm para los machos ($N = 18$) y 201.7 ± 19.0 mm para las hembras ($N = 3$). Se les suministró agua diariamente y se les alimentaba con gusanos de la harina (*Tenebrio molitor*), hormigas adultas (*Pheidole pallidula*) y lombrices dos veces por semana hasta la saciación. Para estandarizar los niveles de hambre los individuos no comieron 5 días antes de realizarse el estudio. Los anfisbenios se mantuvieron en cautividad al menos un mes antes de realizar los experimentos para permitir la aclimatación a las condiciones de experimentación.

Reconocimiento intraespecífico

Diseño experimental

Se comparó el número de protusiones linguales (TF's) emitido por los anfisbenios machos en respuesta a estímulos procedentes de aplicadores de algodón impregnados con olores de hembras o machos conespecíficos, o con una sustancia sin olor como control. Los tres olores fueron presentados en una secuencia balanceada dentro de un diseño de bloques aleatorios. Sólo se realizó una prueba por día a cada individuo.

En un primer experimento, a cada uno de los 18 anfisbenios machos se les presentaron aplicadores de algodón impregnados con estímulos químicos procedentes de la superficie de los poros precloacales de machos y hembras, y con agua desionizada. El agua sirvió como un control para las tasas de TF's en la situación experimental de ausencia de olores y vomerolores (Cooper y Burghardt 1990b). Todos los anfisbenios se encontraban en condición reproductora. Los estímulos se prepararon mojando el extremo de algodón (1 cm) de un aplicador de madera (10 cm) en agua desionizada. Luego se pasaba varias veces el algodón mojado sobre la superficie de los poros precloacales de las hembras y machos conespecíficos. En cada prueba se utilizaba un estímulo nuevo. Las pruebas se llevaron a cabo entre el 20 y el 29 de Abril de 1992 entre las 10.00 y las 14.00 h cuando los anfisbenios estaban completamente activos.

Reconocimiento intraespecífico

El experimento 2 se realizó de manera idéntica al experimento 1 excepto que las secreciones de los poros precloacales fueron reemplazadas por señales químicas procedentes de la piel de individuos conespecíficos. Los estímulos químicos procedentes de la piel de conespecíficos fueron preparados pasando el algodón mojado de un aplicador sobre la superficie de la piel en la parte dorsal del tronco y en una posición intermedia entre el hocico y la cloaca. Los experimentos se realizaron entre el 4 y el 13 de Mayo de 1992, a las mismas horas que el experimento 1.

Las pruebas se realizaron colocando a los individuos en tubos individuales de plástico transparente (30 x 1 cm) con arena (ver capítulo 3). El laboratorio permaneció a oscuras durante las pruebas y las observaciones fueron hechas usando una luz roja de 50 W. La temperatura del laboratorio se mantuvo constante a 20 °C. Los anfisbenios se mantuvieron en sus tubos cinco horas al día durante el periodo de aclimatación, donde comieron y mostraron un comportamiento normal. Cada animal fue colocado en su tubo 10 min antes de empezar cada prueba.

Para empezar se retiraba el algodón de un lado y se introducía el algodón a 2 cm del hocido del anfisbenio, volviendo a cerrar el tubo. Se contabilizaron el número total de TF's y el número de TF's dirigidos hacia el algodón durante 60 segundos empezando con el primer TF. La latencia al primer TF se definió como el tiempo transcurrido entre el

Reconocimiento intraespecífico

momento en que se cerraba el tubo y el primer TF. Si un individuo no sacaba la lengua durante los primeros 30 segundos se le tocaba el hocico ligeramente con el algodón. Si todavía no sacaba la lengua, este individuo se descartaba. Para demostrar que la ausencia de respuesta no era debida a la saciación, se dió de comer a todos los individuos al finalizar las pruebas.

Análisis de los datos

Para analizar estadísticamente las diferencias en el número de TF's y la latencia al primer TF entre diferentes condiciones, se empleó un análisis de la varianza (ANOVA) de medidas repetidas. Previamente se empleó el test de la Fmax de Hartley para determinar si las varianzas eran homogéneas, y si existía una heterogeneidad de varianzas significativa, los datos se analizaban mediante un ANOVA bifactorial no paramétrico de Friedman (Siegel 1956). Posteriormente se realizaron comparaciones múltiples por pares usando tests de Tukey para los análisis paramétricos o en su caso métodos de comparación múltiple no paramétricos (Zar 1984). La correlación de Spearman se utilizó para analizar la relación entre la latencia al primer TF y el número de TF's.

RESULTADOS

Experimento 1: Respuesta a estímulos procedentes de poros de conespecíficos

Todos los 18 machos sacaron la lengua en todas las condiciones y todos menos uno, que no respondió al agua desionizada, dirigieron TF's al algodón en todas las condiciones. Se observó un número substancialmente mayor de TF's y de TF's dirigidos al aplicador en respuesta a estímulos químicos procedentes de los poros precloacales de ambos sexos que en respuesta al agua desionizada, y una respuesta mayor a estímulos procedentes de hembras que a estímulos procedentes de machos (Fig. 4.1).

Las varianzas en el número total de TF's no fueron homogéneas (Test de Hartley, $F_{\max} = 5.73$, 3,17 g.l., $P < 0.05$). Un ANOVA no paramétrico reveló diferencias significativas entre condiciones en el número total de TF's ($\chi^2 = 30.81$, 2 g.l., $P < 0.001$) (Fig. 4.1). La tasa de protusión lingual en respuesta a los estímulos de los poros de las hembras fue significativamente más alta que en respuesta a estímulos de los poros de los machos y al agua desionizada ($P < 0.05$ en ambos casos). La respuesta a los poros de los machos fue significativamente más alta que al agua desionizada ($P > 0.05$).

Las varianzas del número de TF's dirigidos al algodón fueron significativamente heterogéneas ($F_{\max} = 7.66$, 3,17

Reconocimiento intraespecífica

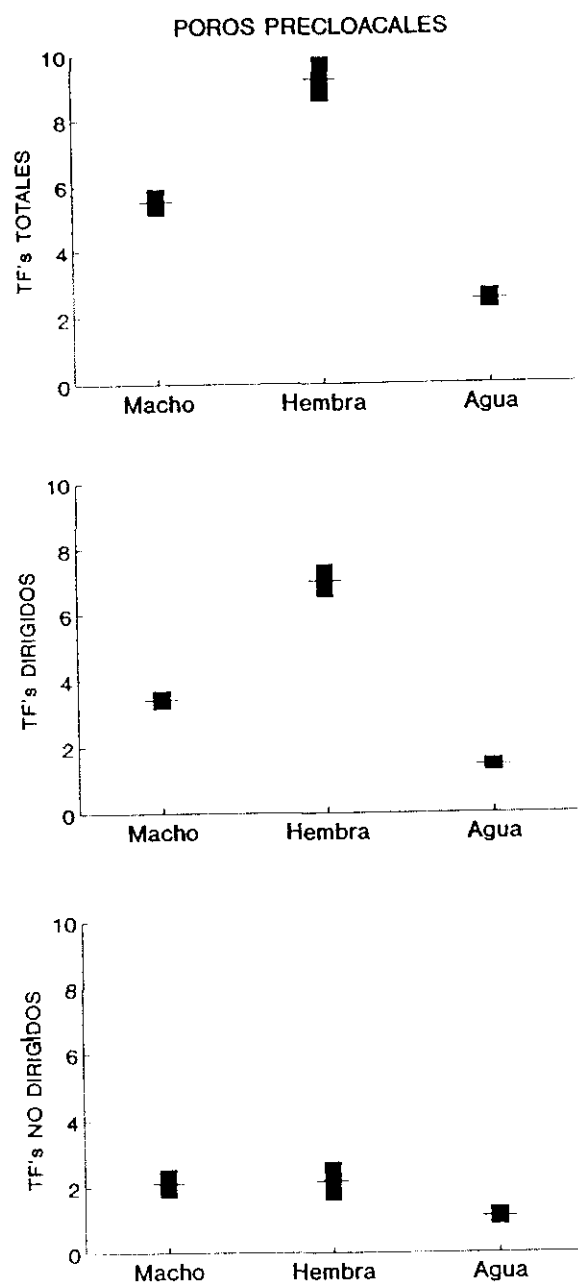


FIGURA 4.1 - Número total de TF's, número de TF's dirigidos al algodón y número de TF's no dirigidos al algodón en 60 s realizados por los machos de *B. cinereus* en las pruebas en las cuales el algodón estaba impregnado con estímulos de los poros precloacales de machos o hembras conespecíficas o sólo con agua desionizada.

Reconocimiento intraespecífico

g.l., $P < 0.05$). Un ANOVA no paramétrico mostró que el número de TF's dirigidos al algodón difirió significativamente entre tratamientos ($\chi^2 = 35.52$, 2 g.l., $P < 0.001$) (Fig. 4.1). La tasa de protusión lingual fue significativamente más alta en respuesta a los estímulos de los poros de las hembras que en respuesta a estímulos de los poros de los machos y al agua desionizada ($P < 0.05$ en ambos casos). La respuesta a los poros de los machos fue significativamente más alta que al agua desionizada ($P < 0.05$).

Las varianzas del número de TF's no dirigidos al algodón fueron significativamente heterogéneas ($F_{\max} = 4.71$, 3,17 g.l., $P < 0.05$). Un ANOVA no paramétrico no reveló diferencias significativas entre condiciones ($\chi^2 = 1.65$, 2 g.l., $P > 0.10$) (Fig. 4.1).

La latencia al primer TF fue mayor en respuesta al agua desionizada y menor en respuesta a los estímulos de los poros de las hembras (Fig. 4.2). Las varianzas de la latencia fueron homogéneas ($F_{\max} = 1.76$, 3,17 g.l., $P > 0.05$) y la latencia difirió significativamente entre condiciones ($F = 89.78$, 2,34 g.l., $P < 0.001$). La latencia en respuesta a los estímulos de los poros de las hembras fue significativamente menor que la latencia en respuesta a los estímulos de los poros de los machos o al agua desionizada (Test de Tukey, $P < 0.05$ en ambos casos). La latencia al primer TF y el número total de TF's en todas las pruebas combinadas tuvo una correlación negativa significativa ($r_s = -0.70$, $P < 0.0001$). También la latencia al primer TF y el número de TF's

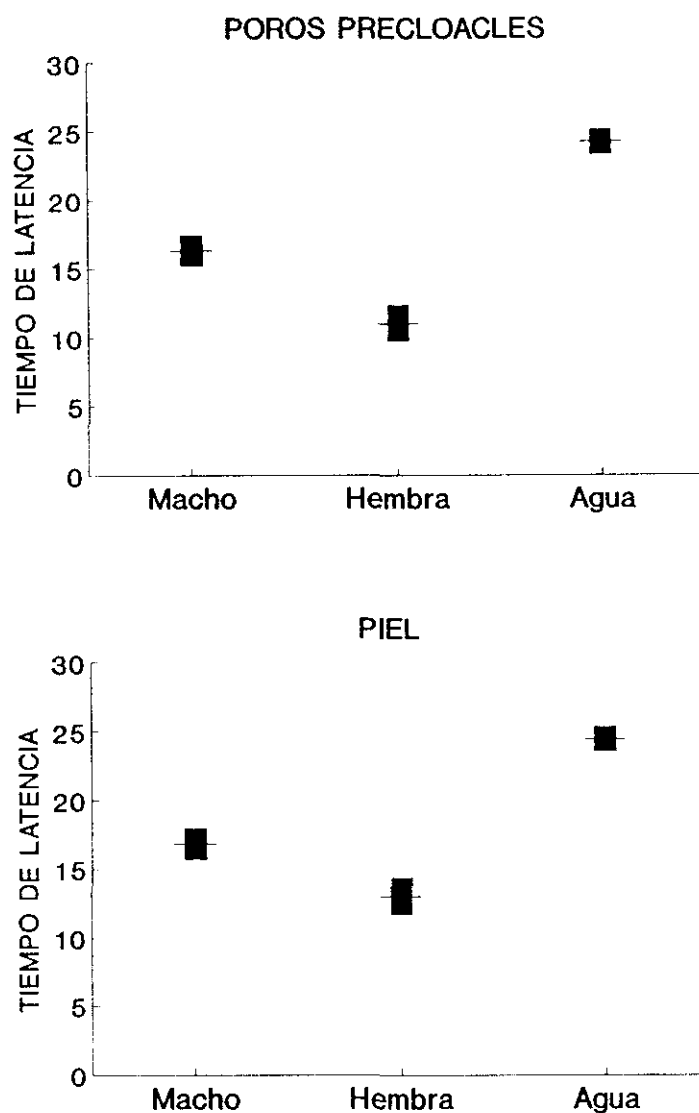


FIGURA 4.2 - Latencia en segundos al primer TF en las tres condiciones experimentales de los machos de *B. cinereus* en respuesta a los estímulos químicos de los poros precloacales o de la piel dorsal del tronco de individuos conespecíficos.

Reconocimiento intraespecífico

dirigidos al algodón estuvieron significativamente correlacionados negativamente ($r_s = -0.37$, $P < 0.0001$).

Tres machos mordieron el aplicador con olor de otros machos conespecíficos. Ninguno mordió el aplicador cuando tenía olor de hembras conespecíficas o agua desionizada. Aunque sólo unos pocos individuos mordieron el algodón, fue posible comprobar la hipótesis de que los machos de saurios que son agresivos hacia otros conespecíficos (por ej. Carpenter y Ferguson 1977), son más propensos a morder el algodón en respuesta a estímulos químicos procedentes de poros de machos que a morderlo en respuesta a estímulos procedentes de hembras conespecíficas o de agua desionizada (si ellos pueden reconocer que estos estímulos provienen de otros machos). Sobre la hipótesis nula de que la probabilidad de morder fuera igual en las tres condiciones, la probabilidad binomial de que los tres mordiscos se dieran con los estímulos de los poros precloacales de machos es de 0.037 (1 cola). Dado la pequeña muestra, no hay diferencias significativas en que la frecuencia de mordiscos fuera o pudiera haber sido detectada con los estímulos de machos y hembras (binomial $P = 0.125$, 1 cola).

Experimento 2: Respuesta a estímulos procedentes de la piel de conespecíficos

Todos los 18 machos sacaron la lengua con las tres condiciones. Todos dirigieron TF's al algodón en respuesta a

Reconocimiento intraespecífico

los estímulos químicos de la piel de ambos sexos, pero cuatro individuos no dirigieron TF's al algodón con el agua desionizada. Las señales químicas de los machos conespecíficos y de las hembras provocaron más TF's que el agua desionizada, pero las respuesta a las señales químicas procedentes de la piel de machos y hembras conespecíficos fue idéntica (Fig. 4.3).

Las varianzas del número total de TF's fueron homogéneas (Test de Hartley, $F_{\max} = 3.02$, 3,17 g.l., $P > 0.05$). El número total de TF's difirió significativamente entre condiciones ($F = 22.52$, 2,34 g.l., $P < 0.001$) (Fig. 4.3). La tasa de protusión lingual en respuesta al agua desionizada fue significativamente menor que en respuesta a los estímulos de la piel de machos y hembras (Tukey test, $P < 0.05$ cada). La respuesta a las señales procedentes de la piel de machos no difirió significativamente de las señales procedentes de las hembras (Tukey test, $P < 0.05$).

Las varianzas del número de TF's dirigidos al algodón fueron homogéneas ($F_{\max} = 2.47$, 3,17 g.l., $P > 0.05$). El número de TF's dirigidos al algodón difirió significativamente entre tratamientos ($F = 33.61$, 2,34 g.l., $P < 0.001$) (Fig. 4.3). La tasa de protusión lingual en respuesta al agua desionizada fue significativamente más baja que aquellas en respuesta a los estímulos químicos de la piel de machos y hembras (Test de Tukey, $P < 0.05$ cada). El número de TF's emitidos en respuesta a los estímulos de la piel de los machos no difirió significativamente de los emitidos en

Reconocimiento intraespecífica

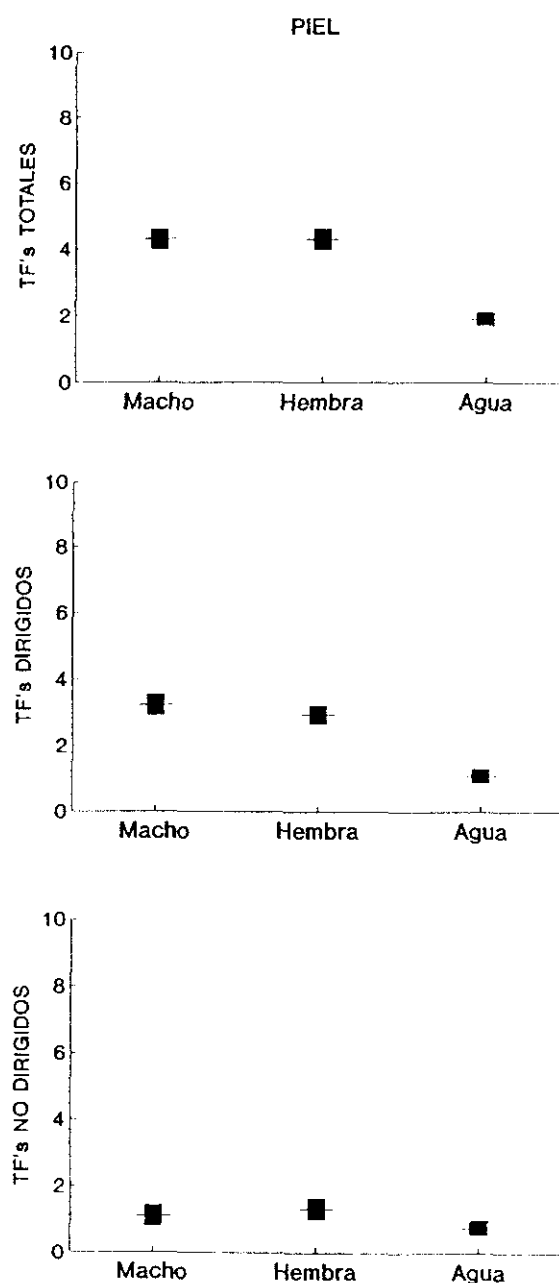


FIGURA 4.3 - Número total de TF's, número de TF's dirigidos al algodón y número de TF's no dirigidos al algodón en 60 s realizados por los machos de *B. cinereus* en las pruebas en las cuales el algodón estaba impregnado con estímulos de la piel dorsal del tronco de machos o hembras conespecíficas o sólo con agua desionizada.

Reconocimiento intraespecífico

respuesta a los estímulos de la piel de la hembras (Test de Tukey, $P > 0.05$ cada).

Las varianzas del número de TF's no dirigidos al algodón fueron homogéneas ($F_{\max} = 2.99$, 3,17 g.l., $P > 0.05$). El número de TF's no dirigidos al algodón no difirió significativamente entre condiciones ($F = 0.97$, 2,34 g.l., $P > 0.05$) (Fig. 4.3).

Entre los anfisbenios que no dirigieron TF's al algodón en alguna condición, la probabilidad de no dirigir TF's al algodón fue significativamente mayor con el agua desionizada que con los olores de machos y hembras combinados (binomial, $P = 0.012$, 1 cola). El número de individuos que no dirigió TF's al algodón no difirió significativamente entre el agua desionizada y cualquiera de las otras dos condiciones, pero la diferencia fue marginalmente significativa (binomial, $P = 0.0625$). En los dos experimentos juntos, cinco machos no sacaron la lengua con el agua desionizada. Así, la diferencia entre el agua desionizada fue significativa tanto en la comparación con las otras dos condiciones combinadas como en la comparación por pares con los estímulos químicos de machos y hembras (binomial, $P = 0.031$).

La latencia al primer TF fue mayor en respuesta al agua desionizada y menor en respuesta a los estímulos de la piel de las hembras (Fig. 4.2). Las varianzas de la latencia fueron homogéneas ($F_{\max} = 2.11$, 3,17 g.l., $P > 0.05$), pero el tiempo medio de latencia difirió significativamente entre condiciones ($F = 27.01$, 2,34 g.l., $P < 0.001$). La latencia en

Reconocimiento intraespecífico

respuesta al agua fue significativamente mayor que la latencia en respuesta a los estímulos de la piel de machos o de hembras (Test de Tukey, $P < 0.05$ cada). Las latencias en respuesta a los estímulos químicos de la piel de machos y de la piel de hembras no difirieron significativamente (test de Tukey, $P < 0.05$). La latencia al primer TF y el número total de TF's en todas las pruebas combinadas estuvieron correlacionados negativa y significativamente ($r_s = - 0.70$, $P < 0.0001$). También la latencia al primer TF y el número de TF's dirigidos al algodón estuvieron significativamente correlacionados negativamente ($r_s = - 0.59$, $P < 0.0001$).

Seis anfisbenios mordieron el aplicador con olor de otros machos y tres individuos diferentes lo mordieron con olor de la piel de las hembras. Ninguno mordió el algodón con el agua desionizada. La probabilidad binomial de que seis o más individuos mordieran el algodón en respuesta a los estímulos de los machos y de que tres o menos mordieran en las restantes condiciones combinadas es de 0.042 (1 cola). La diferencia en la frecuencia de mordiscos en las condiciones de olor de la piel de machos y hembras no fue significativa (binomial, $P = 0.182$). Cuando los resultados de ambos experimentos se juntan, ocho individuos diferentes mordieron en respuesta al olor de los machos y tres individuos diferentes mordieron en respuesta al olor de la piel de las hembras. Un individuo mordió en respuesta a los estímulos de los machos y de las hembras. Ninguno mordió en respuesta al agua desionizada. Excluyendo al individuo que mordió en las

Reconocimiento intraespecífico

dos condiciones, la probabilidad binomial de que igual número de individuos mordiera el algodón con el olor de machos y en las otras dos condiciones combinadas es de 0.008 (1 cola). La diferencia entre el número de individuos que mordió el algodón con los estímulos de los machos y las hembras para los dos experimentos juntos, se aproximó, pero no llegó a ser significativa ($P = 0.086$).

DISCUSION

Los resultados demuestran una habilidad en los machos de *B. cinereus* para detectar señales químicas procedentes de la superficie epitelial del tronco y de los poros precloacales de individuos conespecíficos de ambos sexos. Estas conclusiones se sostienen en ambos experimentos por un número significativamente mayor de TF's totales y de TF's dirigidos al algodón en respuesta a los olores de machos y hembras que en respuesta al agua desionizada. Que el número de TF's totales y de TF's dirigidos al algodón fuera significativamente mayor en respuesta a las hembras que en respuesta a los estímulos de los poros de los machos indica que los machos de *B. cinereus* pueden discriminar entre machos y hembras mediante feromonas procedentes de la región de los poros precloacales incluso cuando otros sentidos está ausentes. La ausencia de alguna diferencia detectable entre condiciones en los TF's no dirigidos al algodón presumiblemente indica que la investigación quimisensorial de

Reconocimiento intraespecífico

feromonas es dirigida al sitio de mayor concentración hormonal.

Que tanto los TF's totales como los TF's dirigidos al algodón en respuesta a las señales químicas procedentes de la piel no difirieran significativamente entre sexos, sino que ocurrieran en casi idéntica tasa en respuesta a las hembras, sugiere que los machos de *B. cinereus* pueden detectar señales químicas de la piel del tronco de conespecíficos, pero son incapaces de distinguir los sexos de ellas. Esto sugiere que la identificación del sexo mediante feromonas podría estar limitada a la superficie de algunas áreas restringidas, incluyendo la región de los poros precloacales. Esto también muestra que las feromonas producidas en un sitio no son subsecuentemente distribuidas por la piel del tronco, a no ser posiblemente la ventral, al menos no en concentraciones que permitan una respuesta diferencial basada en el sexo.

Las varianzas de los TF's totales, de los TF's dirigidos y de los TF's no dirigidos al algodón fueron heterogéneas en respuesta a los estímulos de los poros precloacales, y fueron mayores con los olores de las hembras que en las otras dos condiciones. Cuando se analizan las varianzas del número total de TF's, estas difirieron significativamente en respuesta a los machos y a las hembras ($F_{\max} = 4.00$, 2, 17 g.l., $P < 0.050$), pero fueron estadísticamente indistinguibles ($F_{\max} = 1.78$, 2, 17 g.l., $P > 0.050$) con el agua desionizada y con los estímulos de los machos. Estos resultados y el examen de los datos muestran que algunos

Reconocimiento intraespecífico

machos fueron mucho más receptivos que otros a las feromonas de las hembras encontradas en la región de los poros precloacales, mientras que hubo relativamente poca variación en el número de TF's entre los machos en otras condiciones. Sin embargo, está por determinar si la alta varianza con los estímulos de las hembras indica diferencias en la sensibilidad a las feromonas de las hembras de los machos, en la motivación sexual o en ambas a la vez. La diferencia significativa entre las varianzas del número de TF's no dirigidos al algodón con los estímulos de los poros precloacales sugiere que los estímulos químicos sobre el algodón o su emanación podría inducir la protusión lingual lejos del algodón. Sin embargo, la ausencia de una diferencia significativa en el número de TF's sugiere que cuando sacar la lengua no permite tomar muestras de feromonas, se dirigen TF's a otras áreas o cesa la protusión.

La ausencia de alguna diferencia significativa en las varianzas entre condiciones en respuesta a los estímulos químicos de la piel del tronco refleja los bajos niveles y rangos de respuesta en las tres condiciones. La relativa uniformidad de varianzas permite concluir que la identificación de feromonas de las hembras, presentes en los poros precloacales está ausente o en concentración poco efectiva sobre la superficie del tronco.

Las diferencias significativas en la latencia al primer TF entre condiciones plantea la cuestión interesante de cual podría ser la base sensorial para la respuesta diferencial.

Reconocimiento intraespecífico

Ya que no existió contacto entre la lengua y el sustrato, los anfisbenios presumiblemente detectaron las diferencias entre los estímulos basándose en sustancias químicas volátiles. El sistema vomeronasal podría participar en las respuestas a sustancias volátiles, pero el olfato es probablemente el primer sentido utilizado. La proporción de células sensoriales en el epitelio olfativo de *B. cinereus* es de 0.8122, la segunda más alta registrada para cualquier reptil *Squamata* (Gabe y Saint Girons 1976). Así, el sistema olfativo altamente desarrollado, permita probablemente la detección de conespecíficos, como es sugerido por las menores latencias a las señales químicas de individuos conespecíficos, tanto de la zona de la cloaca como de la piel del tronco, que al agua desionizada. La latencia significativamente menor en respuesta a los estímulos de los poros de las hembras que de los machos sugiere además que es posible algún grado de respuesta diferencial según el sexo en base a componentes de las feromonas volátiles, la mayoría probablemente detectadas por el olfato.

Las diferencias en las tasas de protusión lingual entre los estímulos químicos de machos y hembras, especialmente en los TF's dirigidos al algodón, están probablemente basadas en el vomerolfato aunque permanece sin demostrar. El epitelio vomeronasal de *B. cinereus* tiene un alto porcentaje (86.55 %) de células sensoriales, más que cualquier otro saurio y sólo ligeramente menor que la mayoría de las serpientes (Gabe y Saint Girons 1976). Esto sugiere que el vomerolfato podría

Reconocimiento intraespecífico

ser altamente sensitivo en los anfisbenios. La protusión lingual podría ser activada por (presumiblemente) la detección olfativa de componentes volátiles, como en la hipótesis de Cowles-Phelan del olfato de las serpientes de cascabel (Cowles y Phelan 1958, pero ver también Duvall 1979b). La frecuencia significativamente mayor de falta de TF's dirigidos al algodón en el agua desionizada del experimento con los estímulos de la piel del tronco provee otra indicación de un papel importante del olfato para el inicio de la protusión lingual. Una vez que la protusión ha empezado, los componentes no volátiles de las feromonas podrían ser detectados por el vomerolfato, quizá con una respuesta continuada a las feromonas volátiles en base al olfato y posiblemente con alguna contribución del vomerolfato.

Los patrones de latencia al primer TF entre las tres condiciones experimentales fueron similares en los dos experimentos ya que 1) las menores latencias ocurrieron en respuesta a los estímulos de las hembras, seguidas de las de los machos y del agua desionizada, y 2) las latencias difirieron significativamente entre condiciones. Sin embargo, sólo en el experimento usando estímulos de los poros precloacales fue significativa la diferencia en la latencia para ambos sexos. Esto provee una débil indicación adicional de que la identificación de feromonas de la región de los poros precloacales de las hembras está ausente, o presente

Reconocimiento intraespecífico

pero en una concentración muy reducida, sobre la piel del tronco.

La detección del estímulo químico de un conoespecífico fue suficiente para inducir el mordisco, como indican los mordiscos dados con estímulos de conoespecíficos por la mitad de los machos en una o más pruebas durante los dos experimentos, pero nunca con el agua desionizada. Aunque el número de machos que mordieron en respuesta a los estímulos químicos de otros machos no fue significativamente mayor que los que mordieron en respuesta a los estímulos químicos de las hembras, la diferencia fue sustancial y se acercó a la significación, sugiriendo una mayor probabilidad de ataque dirigido a los estímulos químicos de los machos. La ausencia de mordiscos con el olor de las hembras en las pruebas experimentales con estímulos de los poros precloacales concuerda con los resultados de las tasas de protusión lingual en sugerir que la mejor investigación de feromonas sexuales está basada posiblemente en estímulos de los poros precloacales más que en estímulos de la piel del tronco. Sin embargo, los datos de los mordiscos no permiten afirmar esta idea.

La razón por la cual más individuos mordieron el algodón en el experimento con estímulos de la piel del tronco que con los estímulos de los poros precloacales (test de los signos, $P = 0.03$, dos colas) no es obvia inmediatamente. Este comportamiento de los anfisbenios podría ser similar al de los machos del gecko leopardo (*Eublepharis macularius*) cuando

Reconocimiento intraespecífica

se encuentran hembras con la piel a punto de mudar (Mason y Gutzke 1990). Los machos se comportan agresivamente frente a estas hembras, actuando como si fueran otros machos, mientras que fuera de este periodo premuda, los machos cortejan a las hembras normalmente (Mason y Gutzke 1990). La frecuencia incrementada de mordiscos y el morder en respuesta a estímulos químicos de hembras por los machos de *B. cinereus* son presumiblemente fuertes señales de que los estímulos químicos de la piel del tronco no permiten la identificación de sexos.

Las feromonas que permiten el reconocimiento de sexos estuvieron presentes en los algodones que tenían estímulos de la región de los poros precloacales, pero el origen de estas feromonas es incierto. Los poros precloacales (= poros femorales) de saurios y anfisbenios son estructuras glandulares que están más desarrolladas en machos que en hembras en muchas especies y producen una secreción holocrina en mayor cantidad durante la estación reproductora (Mason 1992). Las secreciones de los poros femorales han demostrado la existencia de feromonas activas en el iguánido *Dipsosaurus dorsalis* (Alberts 1989). Así, las secreciones de los poros precloacales son el primer candidato como origen de las feromonas que permiten el reconocimiento de sexos en *B. cinereus*.

Ya que los poros precloacales están situados cerca de la cloaca, hay una posibilidad de que los productos de la cloaca se distribuyan sobre la piel adyacente y ésta podría ser el

Reconocimiento intraespecífico

único origen de las feromonas sexuales. Esto es una consideración importante ya que los saurios de ambos sexos poseen una variedad de glándulas cloacales que son candidatas a la producción de feromonas (Mason 1992). En las hembras de los saurios el tamaño de las glándulas urodeales y la producción de secreciones holocrinas varía con la condición reproductora (Mason 1992). Las glándulas urodeales producen una feromona sexual femenina lípido neutra en el eslizón *Eumeces laticeps* (Cooper et al. 1987). No hay información disponible de las posibles funciones de las feromonas de las glándulas de la cloaca en anfisbenios, pero su función debería ser investigada.

La habilidad de *B. cinereus* para responder a los estímulos químicos de individuos conespecíficos y de distinguir los sexos de sus conespecíficos usando sólo las feromonas sugiere que estas son un importante medio de comunicación en anfisbenios. Las discriminaciones detectadas en este capítulo son similares a aquellas encontradas en saurios *Scleroglossa* pertenecientes a varias familias (por ej. *Eublepharidae*-Brillet 1990, Mason y Gutzke 1989; *Scincidae*-Cooper y Vitt 1984a, b; *Gerrhosauridae*-Cooper y Trauth 1992) y en serpientes (Mason 1992). Estudios posteriores son necesarios para determinar las posibles funciones de la comunicación por medio de feromonas en el comportamiento sexual, comportamiento agresivo, identificación de especies y otros papeles en algunos *Scleroglossa* (Burghardt 1970, Mason 1992).

Reconocimiento intraespecífico

La similitud de las respuestas a las feromonas en los anfisbenios y en aquellos taxones relacionados de los *Scleroglossa* puede hacer innecesaria una explicación para la evolución de la comunicación por feromonas como una adaptación a la fosorialidad. Aunque una interpretación adaptativa no fuera correcta, su presencia y consistencia en la discriminación entre individuos machos de *B. cinereus* sugiere que se ha mantenido por selección natural. Sin embargo, el grado de dependencia de una comunicación mediante feromonas en los anfisbenios en comparación con aquellos taxones relacionados que no son fosoriales es desconocida, dejando abierta la posibilidad de que la comunicación por feromonas pudiera haber estado desarrollada adaptativamente como un efecto directo de la fosorialidad y el factor añadido de la reducción de la capacidad visual.

CONCLUSIONES

CONCLUSIONES

- **Selección de microhábitat:** *Blanus cinereus* no utiliza indiscriminadamente los microhábitats disponibles, sino que aparece asociado a suelos arenosos, evitando los de mayor contenido en arcilla, ya que es el anfisbenio menos adaptado para la excavación. Se encuentra asociado a piedras, las cuales utiliza para termorregular, y a la hojarasca, donde puede cavar fácilmente y existen numerosos invertebrados. Sin embargo, evita los suelos con hierbas perennes cuyas raíces compactan el terreno.

- **Biología térmica:** Las temperaturas corporales de *B. cinereus* están positivamente correlacionadas con las del sustrato y las del aire, y su media es 1.2 °C mayor que la del sustrato correspondiente. Las temperaturas corporales varían a lo largo del día y estacionalmente. La selección de bajas temperaturas del suelo le permite maximizar su periodo de actividad dentro del rango de temperaturas preferidas. La presencia bajo piedras es bimodal, y seleccionan rocas de grosor intermedio, aunque usa rocas de diferente grosor a lo largo del día. En primavera, puede alcanzar la temperatura preferida en las capas superficiales del suelo y mantenerla durante largos periodos con bajos costes, permitiéndole buscar el alimento donde la comida es más abundante.

Conclusiones

- **Ecología trófica:** *Blanus cinereus* es una especie oportunista que se alimenta principalmente de los invertebrados más abundantes (larvas de insectos y hormigas). Sin embargo, selecciona larvas de gran tamaño y no consume algunos géneros de hormigas. El bajo número de presas por estómago sugiere bajos requerimientos energéticos. *Blanus cinereus* es capaz de detectar olores de las presas mediante el sistema vomeronasal, pero para poder discriminarlos necesita otros estímulos adicionales que sólo se dan con presas vivas, indicando un uso conjunto del oído y del sistema vomeronasal en la búsqueda del alimento. Presenta diferentes modos de manejo de presa según las características específicas de las mismas. Sólo las presas grandes necesitan preparación antes de ser tragadas. Los tiempos de manejo son superiores a los de otros saurios epigeos de igual talla.

- **Reconocimiento intraespecífico:** *Blanus cinereus* es capaz de detectar señales químicas procedentes de los poros precloacales de individuos conespecíficos y utilizarlas para poder discriminar machos de hembras. Sin embargo, las señales químicas procedentes de la piel son detectadas pero no permiten la discriminación de sexos, ya que no contienen feromonas sexuales. Los componentes volátiles de las feromonas son detectadas por el olfato que induce el funcionamiento del sistema vomeronasal para la detección de los compuestos no volátiles. La comunicación social mediante

Conclusiones

feromonas puede ser selectivamente importante en esta especie adaptada a la fosorialidad y con la visión reducida.

REFERENCIAS

REFERENCIAS

- Acosta, F. J. (1980). Las comunidades de hormigas en las etapas seriales del encinar. Tesis Doctoral. Uniiversidad Complutense, Madrid.
- Adolph, S. C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71: 315-327.
- Alberts, A. C. (1989). Ultraviolet visual sensitivity in desert iguanas: implications for pheromone detection. *Anim. Behav.* 38: 129-137.
- (1991). Phylogenetic and adaptive variation in lizard femoral gland secretions. *Copeia* 1991: 69-79.
- Amores, F. (1975). Diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the western Sierra Morena (South Spain). *Doñana, Acta Vert.* 2: 221-239.
- Andrews, R. M. y Kenney, B. S. (1990). Diel patterns of activity and of selected ambient temperature of the sand-swimming lizard *Sphenops sepsoides* (Reptilia: Scincidae). *Israel J. Zool.* 37: 65-73.
- , Pough, F. H., Collazo, A. y De Queiroz, A. (1987). The ecological cost of morphological specialization: Feeding by a fossorial lizard. *Oecologia* 73: 139-145.
- Asplund, K. K. (1974). Body size and habitat utilization in whiptail lizards (*Cnemidophorus*). *Copeia* 1974: 695-703.

Referencias

- Avery, R. A. (1982). Field studies of body temperatures and thermoregulation. Pp. 93-166. En: **Biology of the Reptilia**. Vol 12. Gans, C. y Pough, F. H. (eds.). Academic Press, London.
- , Bedford, J. D. y Newcombe, C. P. (1982). The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperate diurnal basker. **Behav. Ecol. Sociobiol.** 11: 261-267.
- , y Mynott, A. (1990). The effects of temperature on prey handling time in the common lizard, *Lacerta vivipara*. **Amphibia-Reptilia** 11: 111-112.
- Bakken, G. S. (1989). Arboreal perch properties and the operative temperature experienced by small animals. **Ecology** 70: 922-930.
- , Santee, W. R. y Erskine, D. J. (1985). Operative and standard operative temperature: tools for thermal energetics studies. **Am. Zool.** 25: 933-943.
- Barbadillo, L. J. (1987). **La guía de Incafo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias**. Incafo, Madrid.
- Basagoiti, M. (1988). Larvas de díptero edáficas en diferentes ecosistemas forestales del País Vasco. Pp. 291-304. En: **Biología ambiental II**. Iturrondobeitia J. C. (ed.). Actas Congr. Biol. Ambiental. Universidad del País Vasco, Vitoria.
- Bea, A. y Braña, F. (1988). Nota sobre la alimentación de *Vipera latastei*, Boscá, 1878 (Reptilia, Viperidae). **Munibe** 40: 121-124.

Referencias

- Bennett, A. F. (1980). The thermal dependence of lizard behaviour. *Anim. Behav.* 28: 752-762.
- , y John-Alder, H. (1986). Thermal relations of some australian skinks (Sauria: Scincidae). *Copeia* 1986: 57-64.
- Bissinger, B. E. y Simon, C. A. (1979). Comparison of tongue extrusions in representatives of six families of lizards. *J. Herpetol.* 13: 133-139.
- Blum, M. S. (1981). *Chemical defense of arthropods*. Academic Press, New York.
- Böhme, W. (1989). Zur systematischen stellung der Amphisbänen (Reptilia; Squamata), mit besonderer berücksichtigung der morphologie des hemipenis. *Zeits. Zool. Syst. Evol.* 27: 330-337.
- Bons, J. (1963). Note sur *Blanus cinereus* (Vandelli). Description d'une sous-espece marocaine: *Blanus cinereus mettetali* ssp. nov. *Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc.* 43: 95-107.
- , y Saint Girons, H. (1963). Ecologie et cycle sexuel des Amphisbénien du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc.* 43: 117-170.
- Bradshaw, S. D. (1971). Growth and mortality in a field population of *Amphibolurus* lizards exposed to seasonal cold and aridity. *J. Zool.* 165: 1-25.
- Brattstrom, B. H. (1965). Body temperatures of reptiles. *Am. Midl. Nat.* 73: 376-422.

Referencias

- Braza, F., Alvarez, F., Geldof, R. y Byloo, H. (1984). Desplazamientos de ungulados silvestres a través de una zona de ecotono en Doñana. *Doñana, Acta Vert.* 11: 275-287.
- Brillet, C. (1990). Rôle des informations olfactives et visuelles dans la discrimination du sexe chez especes de geckos nocturnes: *Eublepharis macularius* et *Paroedura pictus*. *Biol. Behav.* 15: 1-22.
- Burghardt, G. M. (1970). Chemical perception in reptiles. Pp. 241-308. En: *Communication by chemical signals*. Johnston, J. W., Moulton, D. G. y Turk, M. (eds.). Appleton-Century-Crofts, New York.
- Bury, R. B. y Balgooyen, T. G. (1976). Temperature selectivity in the legless lizard, *Anniella pulchra*. *Copeia* 1976: 152-155.
- Busack, S. D. (1978). Diurnal surface activity in the amphisbaenian *Blanus cinereus* (Vandelli) 1797 (Reptilia, Lacertilia, Amphisbaenidae). *J. Herpetol.* 12: 428.
- (1988). Biochemical and morphological differentiation in Spanish and Moroccan populations of *Blanus* and the description of a new species from norther Morocco (Reptilia, Amphisbaenia, Amphisbaenidae). *Copeia* 1988: 101-109.
- , y Jaksic, F. M. (1982a). Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity: an analysis at regional and local levels. *J. Biogeog.* 9: 289-302.

Referencias

- , y -----. (1982b). Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in southern Spain. **Amphibia-Reptilia** 3: 232-255.
- , y Visnaw, J. A. (1989). Observations on the natural history of *Lacerta lepida* in Cádiz province, Spain. **Amphibia-Reptilia** 10: 201-213.
- Cabrera, M. R. y Merlini, H. O. (1990). The diet of *Amphisbaena darwinii heterozonata* in Argentina. **Herp. Review** 21: 53-54.
- Calvo, F. (1982). **Estadística aplicada**. Ed. Deusto, Bilbao.
- Carpenter, C. C. y Ferguson, G. W. (1977). Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. Pp. 335-554. En: **Biology of the Reptilia**. Vol 7. Gans, C. y Tinkle, D. W. (eds.). Academic Press, New York.
- Carrascal, L. M., López, P., Martín, J. y Salvador, A. (1992). Basking and antipredator behaviour in a high altitude lizard: implications of heat-exchange rate. **Ethology** 92: 143-154.
- Castilla, A. M., Bauwens, D. y Llorente, G. A. (1991). Diet composition of the lizard *Lacerta lepida* in central Spain. **J. Herpetol.** 25: 30-36.
- Cepeda, J. G. y Whitford, W. G. (1989a). The relationships between abiotic factors and the abundance patterns of soil microarthropods of a desert watershed. **Pedobiologia** 33: 79-86.

Referencias

- , Y -----. (1989b). Species abundance distribution patterns of microarthropods in surface decomposing leaf-litter and mineral soil of a desert watershed. *Pedobiologia* 33: 254-268.
- Christian, K. A., Tracy, C. R. y Porter, W. P. (1983). Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology* 64: 463-468.
- Clark, D. R. (1967). Experiment into selection of soil type, soil moisture level and temperature by five species of snail snakes. *Trans. Kansas. Acad. Sci.* 70: 490-496.
- Cloudsley-Thompson, J. L. (1977). Aspects of biology of *Amphisbaena alba* L. *British J. Herpetol.* 5: 617-621.
- Cole, C. J. y Gans, C. (1987). Chromosomes of *Bipes*, *Mesobaena* and other amphisbaenians (Reptilia), with comments on their evolution. *Amer. Mus. Novitates* 2869: 1-9.
- Cooper, W. E. (1981). Head-first swallowing of large prey by a scincid lizard, *Eumeces laticeps*. *J. Herpetol.* 15: 371-373.
- (1989a). Prey odor discrimination in the varanoid lizards *Heloderma suspectum* and *Varanus exanthematicus*. *Ethology* 81: 250-258.
- (1989b). Absence of prey odor discrimination by iguanid and agamid lizards in applicator tests. *Copeia* 1989: 472-478.

Referencias

- , (1990a). Prey odor detection by teiid and lacertid lizards and the relationships of prey odor detection to foraging mode in lizard families. *Copeia* 1990: 237-242.
- , (1990b). Prey odor discrimination by anguid lizards. *Herpetologica* 46: 183-190.
- , (1990c). Prey odour discrimination by lizards and snakes. Pp. 533-538. En: **Chemical signals in vertebrates**. Vol. 5. Macdonald, D. W., Müller-Schwarze, D. y Natynczuk, S. E. (eds.). Oxford University Press, Oxford.
- , (1992). Discrimination of conspecific male and female cloacal chemical stimuli by males and possession of a probable pheromone gland by females in a cordylid lizard, *Gerrhosaurus nigrolineatus*. *Herpetologica* 48: 229-236.
- , y Alberts, A. C. (1991). Tongue-flicking and biting in response to chemical food stimuli by an iguanid lizard (*Dipsosaurus dorsalis*) having sealed vomeronasal ducts: Vomeroolfaction may mediate these behavioral responses. *J. Chem. Ecol.* 17: 135-146.
- , y Burghardt, G. M. (1990a). A comparative analysis of scoring methods for chemical discrimination of prey by squamata reptiles. *J. Chem. Ecol.* 16: 45-65.
- , y -----, (1990b). Vomeroolfaction and vomodor. *J. Chem. Ecol.* 16: 103-105.

Referencias

- , y Garstka, W. R. (1987a). Discrimination of male conspecific from male heterospecific odors by male scincid lizards (*Eumeces laticeps*). *J. Exp. Zool.* 241: 253-256.
- , y ----- (1987b). Lingual responses to chemical fractions of urodaeal glandular pheromone of the skink (*Eumeces laticeps*). *J. Exp. Zool.* 242: 249-253.
- , -----, y Vitt, L. J. (1986). Female sex pheromone in the lizard *Eumeces laticeps*. *Herpetologica* 42: 361-366.
- , y Trauth, S. E. (1992). Discrimination of conspecific male and females cloacal chemical stimuli by males and possession of a probable pheromone gland by females in a cordylid lizard, *Gerrhosaurus nigrolineatus*. *Herpetologica* 48: 229-236.
- , y Vitt, L. J. (1984a). Detection of conspecific odors by the female broad-headed skink, *Eumeces laticeps*. *J. Exp. Zool.* 229: 49-54.
- , y ----- (1984b). Conspecific odor detection by the male broad-headed skink, *Eumeces laticeps*: Effects of sex and site of odor source and of male reproductive condition. *J. Exp. Zool.* 230: 199-209.
- , y ----- (1986a). Lizard pheromones: behavioral responses and adaptive significance in skins of the genus *Eumeces*, p. 323-340. En: **Chemical signals in vertebrates**. Vol. 4. Duvall, D., Müller-Schwarze, D. M. y Silverstein, R. M. (eds.). Plenum Press, New York.

Referencias

- , y -----. (1986b). Interspecific odor discrimination by a lizard, (*Eumeces laticeps*). **Anim. Behav.** 34: 367-376.
- , y -----. (1986c). Interspecific odour discriminations among syntopic congeners in scincid lizards (genus *Eumeces*). **Behaviour** 97: 1-9.
- , y -----. (1986d). Tracking of female conspecific odor trails by male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). **Ethology** 71: 242-248.
- , y -----. (1987a). Intraspecific and interspecific aggression in lizards of the scincid genus *Eumeces*: chemical detection of conspecific sexual competitors. **Herpetologica** 43: 7-14.
- , y -----. (1987b). Ethological isolation, sexual behavior and pheromones in the *fasciatus* species group of the lizard genus *Eumeces*. **Ethology** 75: 328-336.
- Cowles, R. B. y Bogert, C. M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 83: 261-296.
- , y Phelan, R. L. (1958). Olfaction in rattlesnakes. **Copeia** 1958: 77-83.
- Crawford, C. S. (1988). Surface-active arthropods in a desert landscape: influences of microclimate, vegetation and soil texture on assemblage structure. **Pedobiologia** 32: 373-385.

Referencias

- Cruz Neto, A. P. y Shinya Abe, A. (1993). Diet composition of two syntopic species of neotropical amphisbaenians, *Cercolophia roberti* and *Amphisbaena mertensii*. *J. Herpetol.* 27: 239-240.
- Cusumano, M. A. y Powell, R. (1991). A note of the diet of *Amphisbaena gonavensis* in the Dominican Republic. *Amphibia-Reptilia* 12: 350-352.
- De marco, V. G., Drenner, R. W. y Ferguson, G. W. (1985). Maximum prey size of an insectivorous lizard, *Sceloporus undulatus garmani*. *Copeia* 1985: 1077-1080.
- Delibes, M. (1974). Sobre alimentación y biología de la ginete (*Genetta genetta* L.) en España. *Doñana, Acta Vert.* 1: 143-149.
- , Aymerich, M. y Cuesta, L. (1984). Feeding habits of the Egyptian mongoose or ichneumon in Spain. *Acta Theriol.* 29: 205-218.
- Dial, B. E. (1978). The thermal ecology of two sympatric nocturnal *Coleonyx* (Lacertilia: Gekkonidae). *Herpetologica* 34: 194-201.
- Díaz Paniagua, C. (1976). Alimentación de la culebra bastarda *Malpolon monspessulanus* (Ophidia, Colubridae) en el S.O. de España. *Doñana, Acta Vert.* 3: 113-127.
- Di Castri, F. (1973). Soil animals in latitudinal and topographical gradients of Mediterranean ecosystems. Pp. 71-190. En: **Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure**. Di Castri, F. y Mooney, H. A. (eds.). Chapman and Hall, London.

Referencias

- , y Vitali Di Castri, V. (1981). Soil faun of Mediterranean-climate regions in mediterranean type scrublands. Elsevier, Amsterdam.
- Diefenbach, C. O. y Emslie, S. G. (1971). Cues influencing the direction of ingestion of the japanese snake, *Elaphe climacophora* (Colubridae, Serpentes). *Herpetologica* 27: 461-466.
- Duarte da Rocha, C. F. (1989). Diet of a tropical lizard (*Liolaemus lutzae*) of southeastern Brazil. *J. Herpetol.* 23: 292-294.
- Duvall, D. (1979a). Western fence lizard (*Sceloporus undulatus*) chemical signals. I. Conspecific discriminations and release of a species-typical visual display. *J. Exp. Zool.* 210: 321-326.
- (1979b). Western fence lizard (*Sceloporus undulatus*) chemical signals. II. A replication with naturally breeding adults and a test of the Cowles and Phelan hypothesis of rattlesnakes olfaction. *J. Exp. Zool.* 218: 351-361.
- , Graves, B. M. y Carpenter, G. C. (1987). Composite visual and chemical signaling among sceloporine lizards. *Copeia* 1987: 1028-1031.
- Edward, C. A. y Fletcher, K. E. (1971). A comparison of extraction methods for terrestrial arthropods. Pp. 150-185. En: **Methods of study in quantitative soil ecology: Population, production and energy Flow.** Handbook 18. Phillipson, J. (ed). I.B.M., New York.

Referencias

- Escarré, J. y Vericad, J. R. (1981). Saurios y ofidios. Cuadernos de la Fauna Alicantina, 1. Inst. Est. Alicantinos, Alicante.
- Estes, R., De Queiroz, K. y Gauthier, J. (1988). Phylogenetic relationships within squamata. Pp. 119-281. En: **Phylogenetic relationships of the lizard families**. Estes, R. y Pregill, G. (eds.). Stanford University Press, Stanford.
- Essex, R. (1927). Studies in reptilian degeneration. **Proc. Zool. Soc. Lond.** 1927: 879-945.
- Falcón, J. M. y Clavel, F. (1987). Nuevas citas de anfibios y reptiles en Aragón. **Rev. Esp. Herp.** 2:83-130.
- Fazio, A., Simon, C. A., Middendorff, G. A. y Romano, D. (1977). Iguanid substrate licking: A response to novel situations in *Sceloporus jarrovi*. **Copeia** 1977: 706-709.
- Flogaitis, E. (1983). Le pleupement de macroarthropodes édaphiques d'une forêt tempérée mixte: Composition, phénologie et organisation spatiale. **Pedobiologia** 26: 1-14.
- Gabe, M. y Saint Girons, H. (1976). Contribution a la morphologie comparée des fosses nales et de leur annexes chez les lépidosauriens. **Mem. Mus. National d'Hist. Naturelle, Nouvelle Series** 98 Serie A: 1-87.
- Galán Regalado, P. (1985). Primeras citas de la culebrilla ciega (*Blanus cinereus* Vandelli, 1797) en Galicia. **Doñana, Acta Vert.** 12: 329-332.

Referencias

- Gans, C. (1965). Notes on a herpetological collection from the Somali Republic. I. Introduction and itinerary. **Mus. Roy. Afrique Centrale, Ann 82 (1934): 1-14.**
- (1967). A check list of recent Amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 135: 61-106.
- (1969). Amphisbaenian-reptiles specialized for burrowing existence. **Endeavour** 28: 146-151.
- (1974). **Biomechanics: An approach to vertebrate biology.** Lippincot, Philadelphia.
- (1976). Aspects of the biology of uropeltid snakes. Pp. 191-204. En: **Morphology and biology of Reptiles.** Bellairs, A. D. y Cox, C. B. (eds). Academic Press, London.
- (1978). The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. **Trans. Zool. Soc. London** 34: 347-416.
- Gans, C. (1985). Limbless locomotion-A current overview. Pp. 13-22. En: **Vertebrate Morphology.** Duncker y Fleischer (eds.). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, New York.
- , y Bonin, J.J. (1963). Acoustic activity recorder for burrowing animal. **Science** 140: 398.
- , y Wever, E. G. (1972). The ear and the earing in Amphisbaenia (Reptilia). **J. Exp. Zool.** 179: 17-34.
- , y ----- (1974). Temperature effects on hearing in two species of Amphisbaenia. **Nature** 250: 79.
- , y ----- (1975). The amphisbaenian ear: *Blanus cinereus* and *Diplometopon zarudnyi*. **Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.** 72: 1487-1490.

Referencias

- , y -----. (1976). Ear and earing in *Sphenodon punctatus*. *Proc. Natn. Acad. Sci. U.S.A.* 73: 4244-4246.
- García Lozano, F. y González Bernaldez, D. F. (1963). **Métodos para análisis de las propiedades físicas del suelo.** Centro de Estudios Hidrográficos, Ministerio de Obras Públicas, Madrid.
- Garzón, P., Palacios, F. e Ibañez, C. (1984). Primeros datos sobre la alimentación del jabalí (*Sus scrofa baeticus* Thomas, 1912) en el Parque Nacional de Doñana. **Actas II Reunión Iberoam. Conserv. Zool. Vert.** Cáceres, Spain: 416-475.
- Gatten, R. E. y McClung, R. M. (1981). Thermal selection by an amphisbaenian, *Trogonophis wiegmanni*. *J. Therm. Biol.* 6: 49-51.
- Gil, M. J., Guerrero, F. y Pérez Mellado, V. (1993). Observations on morphometrics and ecology in *Blanus cinereus* (Reptilia: Amphisbaenia). *J. Herpetol.* 27: 205-209.
- Gillingham, J. C. y Clark, D. L. (1981). Snake tongue-flicking: transfer mechanics to jacobson's organ. *Can. J. Zool.* 59: 1651-1657.
- Goin, C. J., Goin, O. B. y Zug, G. R. (1978). **Introduction to herpetology.** Third Ed. W. H. Freeman, San Francisco.
- González de la Vega, J. P. (1988). **Anfibios y Reptiles de la provincia de Huelva.** ERTISA, Huelva, Spain.
- Gorzula, S., Salazar, C. y Rendon, D. (1977). Aspects of the ecology of *Amphisbaena alba linnaeus* in the Venezuelan Guyana. *British J. Herp.* 5: 623-626.

Referencias

- , y Arocha-Piñango, C. L. (1977). A coagulation study of *Amphisbaena alba linnaeus*. *British J. Herp.* 5: 629-633.
- Grant, B. W. y Dunham, A. E. (1988). Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69: 167-176.
- Graves, B. M. y Halpern, M. (1989). Chemical access to the vomeronasal organs of the lizard *Chalcides ocellatus*. *J. Exp. Zool.* 249: 150-157.
- , y ----- (1990). Roles of vomeronasal organ chemoreception in tongue-flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus*. *Anim. Behav.* 39: 692-698.
- Greenberg, B. (1943). Social behavior of the western banded gecko, *Coleonyx variegatus* Baird. *Physiol. Zool.* 16: 110-122.
- Greene, H. W. (1973). Defensive tail display by snakes and amphisbaenians. *J. Herpetol.* 7: 143-161.
- Gregory, P. T. (1980). Physical factor selectivity in the fossorial lizard *Anguis fragilis*. *J. Herpetol.* 14: 95-99.
- Griffiths, R. A. (1986). Feeding niche overlap and food selection in smooth and palmate newts, *Triturus vulgaris* and *T. helveticus*, at a pond in Mid-Wales. *J. Anim. Ecol.* 55: 201-214.
- Guerra, A. (1968). *Mapa de los suelos de España*. Instituto Nacional de Edafología y Agrobiología, Madrid.

Referencias

- Hall, R. J. (1971). Ecology of a population of the great plain skin (*Eumeces obsoletus*). **Univ. Kansas. sci. Bull.** 49: 357-388.
- Halpern, M. (1992). Nasal chemical senses in reptiles: Structure and function. Pp. 423-523. En: **Biology of the Reptilia**. Vol 18. Gans, C y Crews, D. (eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- , y Kubie, J. L. (1980). Chemical access to the vomeronasal organ of the garter snakes. **Physiol. Behav.** 24: 367-371.
- Heatwole, H. (1977). Habitat selection in reptiles. Pp. 137-155. En: **Biology of the Reptilia**. Vol. 7. Gans, C. y Tinkle, D. (eds.). Academic Press, New York.
- Henderson, R. W. (1974). Aspects of the ecology of the juvenile common iguana (*Iguana iguana*). **Herpetologica** 30: 327-332.
- Henle, K. (1989). Ecological segregation in a subterranean reptile assemblage in arid Australia. **Amphibia-Reptilia** 10: 277-295.
- Hertz, P. E. (1981). Adaptation to altitude in two West Indian anoles (Reptilia: Iguanidae): field thermal biology and physiological ecology. **J. Zool.** 195: 25-37.
- , y Huey, R. B. (1981). Compensation for altitudinal changes in the thermal environment by some *Anolis* lizards on Hispaniola. **Ecology** 62: 515-521.

Referencias

- Hetherington, T. E. (1989). Use of vibratory cues for detection of insect prey by the sandswimming lizard *Scincus scincus*. **Anim. Behav.** 37: 290-297.
- Hiraldo, F. (1974). *Macroprotodon cucullatus* comiendo *Blanus cinereus*. Doñana, **Acta Vert.** 1: 53.
- Hoffstetter, R. y Gasc, J. P. (1969). Vertebrae and ribs of modern reptiles. Pp. 210-310. En: **Biology of the Reptilia**. Vol. 1. Gans, C, Bellairs, A. d'A. y Parsons, T. S. (eds). Academic Press, London.
- Huey, R. B. (1974). Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. **Science** 184: 1001-1003.
- (1982). Temperature, physiology and ecology of reptiles. Pp. 25-91. En: **Biology of the Reptilia**. Vol 12. Gans, C. y Pough, F. H. (eds.). Academic Press, New York.
- (1991). Physiological consequences of habitat selection. **Am. Nat.** 137: S91-S115.
- , Peterson, C. R., Arnold, S. J. y Porter, W. P. (1989). Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat site selection by garter snakes and its thermal consequences. **Ecology** 70: 931-944.
- , y Pianka, E. R. (1977). Seasonal variation in the thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. **Ecology** 58: 1066-1075.
- , y ----- (1981). Ecological consequences of foraging mode. **Ecology** 62: 991-999.

Referencias

- , -----, Egan, M. E. y Coons, L. W. (1974). Ecological shifts in sympatry: Kalahari fossorial lizards (*Typhlosaurus*). *Ecology* 55: 304-316.
- , y Slatkin, M. (1976). Costs and benefits of lizards thermoregulation. *Q. Rev. Biol.* 51: 363-384.
- Ivlev, V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven, Connecticut.
- Jackson, D.R. y Telford, S. R. (1975). Food habits and predatory role of the Japanese lacertid *Takydromus tachydromoides*. *Copeia* 1975: 343-351.
- Jayne, B. C. (1986). Kinematics of terrestrial snakes locomotion. *Copeia* 1986: 915-927.
- Kamel, S. y Gatten, R. E. (1983). Aerobic and anaerobic activity metabolism of limbless and fossorial reptiles. *Physiol. Zool.* 56: 419-429.
- Kardong, K. V. (1982). Comparative study of changes in prey capture behavior of the cottonmouth (*Agkistrodon piscivorus*) and the egyptian cobra (*Naja haje*). *Copeia* 1982: 337-343.
- Kaspari, M. (1990) Prey preparation and the determinants of handling time. *Anim. Behav.* 40: 118-126.
- Kubie, J. L. y Halpern, M. (1979). Chemical senses involved in garter snake prey trailing. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 93: 648-667.
- Lewis, A. R. (1989). Diet selection and depression of prey abundance by an intensively foraging lizard. *J. Herpetol.* 23: 164-170.

Referencias

- Lizana, M., Ciudad, M. J. y Pérez Mellado, V. (1988). Distribución altitudinal de la herpetofauna en el macizo central de la sierra de Gredos. *Rev. Esp. Herp.* 3: 55-67.
- López jurado, L. F., Jordano, F. y Ruiz, M. (1978). Ecología de una población insular mediterránea del Eslizón Ibérico, *Chalcides bedriagai* (Sauria, Scincidae). Doñana, *Acta Vert.* 5: 19-34.
- López, P., Martín, J. y Salvador, A. (1991). Diet selection by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *Herpetologica* 47: 210-218.
- , y Salvador, A. (1992). The role of chemosensory cues in discrimination of prey odors by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *J. Chem. Ecol.* 18: 87-93.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurements*. Croom Helm, London.
- Malkmus, R. (1982). Beitrag zur verbreitung der amphibien und reptilien im Portugal. *Salamandra* 18: 218-299.
- Martín, J. y López, P. (1990). Amphibians and Reptiles as prey of birds in Southwestern Europe. *Smithson. Herp. Inf. Serv.* 82: 1-43.
- , -----, y Salvador, A. (1990). Field body temperatures of the amphisbaenid lizard *Blanus cinereus*. *Amphibia-Reptilia* 11: 87-96.
- , -----, y ----- (1991). Microhabitat selection of the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *Copeia* 1991: 1142-1146.

Referencias

- Martínez Ibañez, M. D. (1984). **Las Hormigas (Hymenoptera, Formicidae) de la Sierra de Guadarrama**. Tesis Doctoral. Uniiversidad Complutense, Madrid.
- Mason, R. T. (1992). Reptilian pheromones. Pp. 114-228. En: **Biology of the Reptilia**. Vol 18. Gans, C y Crews, D. (eds.). The University of Chicago Press, Chicago.
- , y Gutzke, W. H. (1990). Sex recognition in the leopard gecko, *Eublepharis macularius* (Sauria: Gekkonidae): Possible mediation by skin-derived semiochemicals. **J. Chem. Ecol.** 16: 27-36.
- Meek, R. (1986). Field body temperatures of the glass lizard *Ophisaurus apodus* in Yugoslavia. **Amphibia-Reptilia** 7: 43-49.
- Mellado, J., Amores, F., Parreño, F. F. y Hiraldo, F. (1975). The structure of a Mediterranean lizard community. **Doñana, Acta Vert.** 2: 145-160.
- Miller, C. M. (1944). Ecological relations and adaptations of the limbless lizards of the genus *Anniella*. **Ecol. Monogr.** 14: 271-289.
- Montero, J. L. y González, J. L. (1984). **Diagramas Bioclimáticos**. I.C.O.N.A., Madrid.
- Mori, A. (1991). Effects of prey size and type on prey-handling behavior in *Elaphe quadrivirgata*. **J. Herpetol.** 25: 160-166.
- Muth, A. (1980). Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. **Ecology** 61: 1335-1343.

Referencias

- Nicoletto, P. F. (1985). The relative roles of vision and olfaction in prey detection by the ground skink, *Scincella lateralis*. *J. Herpetol.* 19: 411-415.
- Palomares, F. y Delibes, M. (1991). Ecología comparada de la gineta *Genetta genetta* (L.) y el meloncillo *Herpestes ichneumon* (L.) (Mammalia, Viverridae) en Doñana (SO de la Península Ibérica). *Bol. Real Soc. Esp. Hist. Nat.* 87: 257-266.
- Papenfuss, T. J. (1982). The ecology and systematics of the Amphisbaenian genus *Bipes*. *Oc. Pap. California Acad. Sci.* 136: 1-42.
- Parker, W. S. y Pianka, E. R. (1973). Notes on the ecology of the iguanid lizard, *Sceloporus magister*. *Herpetologica* 29: 143-152.
- , y ----- (1975). Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 1975: 615-632.
- Paulissen, M. A. (1987). Optimal foraging and intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia* 71: 439-446.
- (1988). Ontogenetic and seasonal shifts in microhabitat use by the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Copeia* 21: 1021-1029.
- , Walker, J. M. y Cordes, J. E. (1988). Ecology of syntopic clones of the parthenogenetic whiptail lizard, *Cnemidophorus 'laredoensis'*. *J. Herpetol.* 22: 331-342.
- Pérez Mellado, V. (1982). Estructura en una taxocenosis de *Lacertidae* (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterranea* 6: 39-64.

Referencias

- . (1983). La herpetofauna de Salamanca: un análisis biogeográfico y ecológico. *Salamanca, Rev. Prov. Est.* 9/10: 9-78.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53-74.
- . (1986). *Ecology and natural history of desert lizards.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pleguezuelos, J. M. (1986). Distribución altitudinal de los reptiles en las sierras béticas orientales. *Rev. Esp. Herp.* 1: 63-83.
- . (1989). Distribución de los reptiles en la provincia de Granada (SE Península Ibérica). *Doñana, Acta Vert.* 16: 15-44.
- Pregill, G. (1984). Durophagus feeding adaptations in an amphisbaenid. *J. Herpetol.* 18: 186-191.
- Pough, F. H. y Andrews, R. M. (1985) Energy costs of subduing and swallowing prey for a lizard. *Ecology* 66: 1525-1533.
- Ramirez, F. J., Arocha-Piñango, C. L., Gorzula, S y Salazar, C. (1977). Haematology of *Amphisbaena alba linnaeus*. *British. J. Herp.* 5: 627-628.
- Reagan, D. P. (1974). Habitat selection in the three-toed box turtles, *Terrapene carolina triunguis*. *Copeia* 1974: 512-527.
- Reinert, H. K. y Zappalorti, R. T. (1988). Timber rattlesnakes (*Crotalus horridus*) of the Pine Barrens: their movement patterns and habitat preference. *Copeia* 1988: 964-978.

Referencias

- Rissing, S. W. (1981). Prey preferences in the desert horned lizard: influence of prey foraging method and aggressive behavior. *Ecology* 62: 1033-1040.
- Rivas-Martínez, S. (1979). Brezales y jarales de Europa Occidental. *Lazaroa* 1: 5-127.
- (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anal. Jard. Bot. Madrid* 37: 251-268.
- (1982). Memoria del mapa de las series de vegetación de la provincia de Madrid. Servicio Forestal del Medio Ambiente, Diputación de Madrid, Madrid.
- , Fernández-González, F. y Sanchez Mata, D. (1987). El Sistema Central: de la Sierra de Ayllón a Serra da Estrela. Pp. 419-451. En: *La Vegetación de España*. Peinado Lorca, M. y Rivas Martínez, S. (eds.). Univ. Alcalá de Henares, Madrid.
- Rosemberg, H. I., Cavey, M. J. y Gans, C. (1991). Morphology of the hemipenis of some *Amphisbaenia* (Reptilia: Squamata). *Can. J. Zool.* 69: 359-368.
- Salvador, A. (1981). *Blanus cinereus* (Vandelli, 1797) - Netzwühle. Pp. 277-289. En: *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Böhme, W. (ed.). Akademische Verlag, Wiesbaden.
- Schall, J. J. (1974). Population structure of the aruban whiptail, *Cnemidophorus arubensis*, in varied habitats. *Herpetologica* 30: 38-44.

Referencias

- Scheibe, J. S. (1987). Climate, competition, and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology* 68: 1424-1436.
- Schoener, T. W. y Janzen, D. H. (1968). Notes on the environmental determinants of tropical versus temperate size patterns. *Am. Nat.* 102: 207-224.
- Schwarzkopf, L. y Brooks, R. J. (1985). Application of operative environmental temperatures to analysis of basking behaviour in *Chrysemys picta*. *Herpetologica* 41: 206-212.
- Schwenk, K. (1988). Comparative morphology of the lepidosaur tongue and its relevance to squamate phylogeny. Pp. 569-598. En: *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Estes, R. y Pregill, G. (Eds.). Stanford University Press.
- Siegel, S. (1956). *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Simon, C. A. (1983). A review of lizard chemoreception. Pp. 119-133. En: *Lizard Ecology*. Huey, R. B., Pianka, E. R. y Schoener, T. W. (eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- , Gravelle, K., Bissinger, B. E., Eiss, I. y Ruibal, R. (1981). The role of chemoreception in the iguanid lizard *Sceloporus jarrovi*. *Anim. Behav.* 29: 46-54.

Referencias

- Smith, C. R. (1982). Food resource partitioning of fossorial Florida reptiles. Pp. 173-178. En: **Herpetological communities**. Scott, N. J. (ed.). U.S. Dept. Interior Fish Wildl. Serv. Rep., Washington.
- Sokal, R. y Rohlf, F. J. (1981). **Biometry**. W. H. Freeman, San Francisco.
- Spellerberg, I. F. (1976). Adaptations of reptiles to cold. Pp. 261-185. En: **Morphology and biology of Reptiles**. Bellairs, A. y Cox, C. B. (eds). Academic Press, London.
- Stamps, J. A. (1983). The relationship between ontogenetic habitat shifts, competition and predator avoidance in a juvenile lizard (*Anolis aeneus*). **Behav. Ecol. Sociobiol.** 12: 19-34.
- , Tanaka, S. y Krishnan, V. (1981). The relationship between selectivity and food abundance in a juvenile lizard. **Ecology** 62: 1079-1092.
- Stephen, D. W. y Krebs, J. R. (1986). **Foraging theory**. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Swingland, I. R. y Lessells, C. M. (1979). The natural regulation of giant tortoise populations on Aldabra Atoll: movement polymorphism, reproductive success and mortality. **J. Anim. Ecol.** 48: 639-654.
- Thomas, K. R. y Thomas, R. (1978). Locomotor activity responses to photoperiod in four west indian fossorial squamtes of the genera *Amphisbaenia* and *Typhlops* (Reptilia, Lacertilia). **J. Herpetol.** 12: 36-41.

Referencias

- Valverde, J. A. (1967). **Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres**. Monog. Est. Biol. Doñana 1. C.S.I.C., Madrid.
- Van den Elzen, P. (1980). Zur abwehrreaktion von *Blanus strauchi* aporus Werner, 1898 (Reptilia, Sauria, Amphisbaenidae). **Salamandra** 16: 52-56.
- Vannier, G. (1975). Méthodes fondamentales pour étudier les microarthropodes du soil. **Ann. Univ. Abidjan, Ser. C (Sciences)** 11: 123-173.
- Vitt, L. J. y Cooper, W. E. (1986). Foraging and diet of a diurnal predator (*Eumeces laticeps*) feeding on hidden prey. **J. Herpetol.** 20: 408-415.
- , y ----- (1988). Feeding responses of skinks (*Eumeces laticeps*) to velvet ants (*Dasymutilla occidentalis*). **J. Herpetol.** 22: 485-488.
- Waldschmidt, S. y Tracy, C. R. (1983). Interactions between a lizard and its thermal environment: implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. **Ecology** 64: 476-484.
- Werner, Y. L. (1972). Optimal temperatures for hearing in six species of iguanid lizards. **J. Herpetol.** 6: 147-177.
- Wever, E. G. y Gans, C. (1972). The ear and earring in *Bipes biporus* (Amphisbaenia: Reptilia). **Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.** 69: 2714-2716.
- , y ----- (1973). The ear in Amphisbaenia (Reptilia); further anatomical observations. **J. Zool.** 171: 189-206.

Referencias

- Whiters, P. C. (1981). Physiological correlates of limblessness and fossoriality in scincid lizards. *Copeia* 1981: 197-204.
- , y Campbell, J. D. (1985). Effects of environmental cost of thermoregulation in the desert iguana. *Physiol. Zool.* 58: 329-339.
- Young, B. A. (1990). Is there a direct link between the ophidian tongue and jacobson's organ?. *Amphibia-Reptilia* 11: 263-276.
- Zapatero, L. M., Castaño, C., López, P. y Martín, J. (1991). *Blanusia pseudorabditis* n.g., n.sp. (Nematoda, Cosmocercidae) parásito de *Blanus cinereus* (Vandelli 1797) (Reptilia, Amphisbaenidae). *Rev. Iber. Parasitol.* 50: 281-288.
- Zar, J. H. (1984). *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice Hall, Englewood Cliffts, New Jersey.